

AMANDA CIPRANDI PIRES

**BIOGEOGRAFIA DO GÊNERO NEOTROPICAL *SEPEDONEA* Steyskal (DIPTERA,
SCIOMYZIDAE)**

Dissertação apresentada à coordenação do curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof.^a Dra. Luciane Marinoni

CURITIBA

2008

Dedico esta conquista aos meus pais, Francisco e Nilma pelo apoio e incentivo constantes que me fizeram chegar até aqui. Dedico também as minhas irmãs Camila e Marcela que juntamente com meus pais constituíram ao longo destes dois anos, e continuarão a constituir por toda minha vida pessoal e profissional, o meu “porto seguro”.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por ser a minha fonte constante de força e esperança, sempre me auxiliando e confortando nas horas difíceis. Durante estes dois anos nunca estive sozinha pela sua firme presença em minha vida.

A minha orientadora, Professora Luciane, pelos ensinamentos científicos e pessoais que me direcionaram para realização e conseqüente conclusão desta dissertação. Sua amizade e apoio foram extremamente importantes em diversos momentos difíceis deste mestrado.

Ao Professor Cláudio José Barros de Carvalho, por toda ajuda e disponibilidade na solução de minhas inúmeras dúvidas biogeográficas. O auxílio com o fornecimento de bibliografias assim como o aprendizado adquirido com as discussões realizadas, foram essenciais para o desenvolvimento do presente trabalho.

Aos companheiros e mais do que isso, verdadeiros amigos de laboratório, Mírian, Jana e Alberto pela certeza de que após estes dois anos de convivência deixamos de ser colegas para nos tornarmos sinceros amigos! Agradeço particularmente ainda à Mírian e a Jana pela ajuda incondicional. Mírian pelo auxílio constante com diversas questões científicas, além da ajuda determinante para o manuseio do programa Adobe Photoshop CS. Jana, pelo companheirismo constante, sem sua ajuda não seria possível o manuseio do programa NTSYS-pc. Amigos, obrigada!

Aos amigos também de fora do laboratório, Geovan, Camila, Mariane e Marcel. A amizade de vocês foi sempre importante no suporte ao longo dessa fase de minha vida. Não posso esquecer-me da invariável boa vontade do meu amigo Geovan, sempre disponível para auxiliar com a construção de pranchas, entre outras “questoenzinhas” de caráter pessoal e profissional. Amigos, obrigada!

Aos colegas Elaine, Peter, Mariza e Ana, integrantes do Laboratório de Biodiversidade e Biogeografia de Diptera (UFPR). Peter e Mariza pela importante ajuda com os programas computacionais existentes para realização de análises biogeográficas e ainda pela indicação e fornecimento de bibliografias da área. Elaine e Ana pela ajuda com a discussão de pontos referentes ao contexto biogeográfico e também provimento de bibliografias. Agradeço à Elaine ainda pelo auxílio com questões pertinentes ao uso do Laboratório de Biologia Molecular do Departamento de Zoologia, UFPR.

Ao Professor Walter Boeger e equipe do seu laboratório, em especial Luciana e Zé, por toda paciência e auxílio com situações envolvidas com o desenvolvimento de técnicas moleculares, além de suporte para o manuseio dos programas de manipulação e edição de

seqüências. Obrigada pelo seqüenciamento do fragmento utilizado no terceiro capítulo desta dissertação.

Ao Professor Márcio Pie pela inspiradora conversa que me motivou à elaboração do terceiro capítulo. As leituras por você recomendadas em adição ao que pude aprender sobre o ponto de vista taxonômico ao longo desses dois anos de mestrado, me possibilitaram chegar às idéias que buscava para construção desse capítulo. Obrigada!

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Entomologia do Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, a quem agradeço pelos ensinamentos oferecidos em diversos momentos.

Ao curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração em Entomologia (UFPR), pela oportunidade de estar aqui estudando.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa integral de estudos durante todo mestrado.

A Manuela Finokiet, amiga querida, bióloga companheira de formação na Universidade Federal de Santa Maria. Pela amizade que temos, por todos os momentos que passamos juntas na época da graduação. O que juntas aprendemos nessa fase, foi de fundamental importância para realização dessa etapa seguinte. Essa conquista tem muito de sua participação.

Ao Professor Marcelo Lopes da Silva da Universidade de Cruz Alta (UNICRUZ), por toda ajuda e incentivos que me levaram a estar onde atualmente me encontro estudando. Professor Marcelo meu muito obrigada!

Aos meus pais, Francisco e Nilma Pires e às minhas irmãs Camila e Marcela Pires por todo amor, carinho e apoio absoluto. Não tenho palavras para agradecer as incontáveis coisas que vocês me proporcionaram, entre elas a educação e a formação que hoje possuo. Meus sinceros agradecimentos. Eu amo muito vocês e faço dessa conquista a de vocês também!

Finalmente eu agradeço ao meu amor, Renato Sabah Gomes Soares, pela paciência, companheirismo e amor que me deram força durante a passagem desta etapa, ao longo de todo tempo que estamos juntos. Sua existência tornou meus estudos mais alegres e tranquilos. Eu nunca poderei esquecer o apoio incondicional nos momentos difíceis, além de toda ajuda que você sempre esteve disposto a me dar. Rê obrigada por tudo mesmo! Você sabe o quanto é importante para mim! Eu te amo!

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....	iv
LISTA DE FIGURAS.....	viii
LISTA DE TABELAS.....	xiv
LISTA DAS MATRIZES DE BPA.....	xv
A FAMÍLIA SCIOMYZIDAE.....	xvi
RESUMO GERAL DA DISSERTAÇÃO.....	xx
ABSTRACT.....	xxi

**CAPÍTULO 1 - ANÁLISE DE TRAÇOS DO GÊNERO NEOTROPICAL *SEPEDONEA* Steyskal
(DIPTERA, SCIOMYZIDAE): UMA PROPOSTA SUPORTADA PELA ANÁLISE FILOGENÉTICA DE
SUAS ESPÉCIES**

RESUMO.....	1
ABSTRACT.....	1
1. Introdução.....	2
1.1. O gênero <i>Sepedonea</i> Steyskal, 1973.....	2
1.2. A metodologia Pan-biogeográfica.....	3
1.3. Estudos biogeográficos na região Neotropical.....	4
2. Objetivos.....	6
3. Material e Métodos.....	7
3.1. Distribuição das espécies e Banco de Dados.....	7
3.2. Área de estudo - região Neotropical.....	7
3.3. Análise de Traço.....	7
4. Resultados.....	9
5. Discussão.....	13
5.1. Padrão de distribuição das espécies de <i>Sepedonea</i>: congruência com a filogenia do gênero e suporte de áreas endêmicas na região Neotropical.....	13
5.2. Possíveis eventos envolvidos com a origem e diversificação das espécies de <i>Sepedonea</i>.....	17
5.3. Nós biogeográficos e áreas prioritárias à conservação.....	20
5.4. Análise dos traços biogeográficos individuais.....	21

6. Considerações Finais.....	25
7. Referências Bibliográficas.....	27
APÊNDICE 1.....	32
APÊNDICE 2.....	40

CAPÍTULO 2 - ANÁLISE DE PARCIMÔNIA DE BROOKS (BPA PRIMÁRIO) DE *SEPEDONEA* Steyskal (DIPTERA, SCIOMYZIDAE) NA REGIÃO NEOTROPICAL

RESUMO.....	52
ABSTRACT.....	53
1. Introdução.....	54
1.1. A biogeografia Cladística.....	55
1.2. A região Neotropical.....	56
2. Objetivos.....	57
3. Material e Métodos.....	58
3.1. Distribuição das espécies e Banco de Dados.....	58
3.2. Análise Biogeográfica.....	58
BPA – Análise de Parcimônia de Brooks.....	58
BPA primário.....	60
3.3. Conjunto de áreas examinado.....	61
4. Resultados.....	65
5. Discussão.....	72
5.1. Relacionamento entre áreas endêmicas na região Neotropical e diversificação de <i>Sepedonea</i>.....	72
5.2. O “status” híbrido ou monofilético das florestas Atlântica e Amazônica.....	83
6. Considerações Finais.....	85
7. Referências Bibliográficas.....	86
APÊNDICE 1.....	92
APÊNDICE 2.....	97

CAPÍTULO 3 - SUBSÍDIOS PARA TAXONOMIA INTEGRATIVA EM *SEPEDONEA* Steyskal: SUPORTE MOLECULAR À HIPÓTESE MORFOLÓGICA DE ESPÉCIE

RESUMO	102
ABSTRACT	102
Introdução	103
Material e Métodos	105
Resultados e Discussão	107
Considerações Finais	112
Referências Bibliográficas	113

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1 - ANÁLISE DE TRAÇOS DO GÊNERO NEOTROPICAL *SEPEDONEA* Steyskal (DIPTERA, SCIOMYZIDAE): UMA PROPOSTA SUPORTADA PELA ANÁLISE FILOGENÉTICA DE SUAS ESPÉCIES

Figura 1. Distribuição geográfica das espécies de *Sepedonea*.....9

Figura 2. Traços generalizados do gênero *Sepedonea*. “a” *S. guianica* + *S. isthmi*; “b” *S. lagoa* + *S. veredae*; “c” *S. canabravana* + *S. barbosai*; “d” *S. canabravana* + *S. barbosai* + *S. giovana* + *S. telson*; “e” *S. giovana* + *S. canabravana*; “f” *S. giovana* + *S. veredae*; “g” *S. giovana* + *S. lagoa*; “h” *S. giovana* + *S. trichotypa*; “i” *S. lagoa* + *S. telson*; “j” *S. incipiens* + *S. isthmi*; “l” *S. giovana* + *S. incipiens* + *S. isthmi* + *S. telson* + *S. trichotypa* + *S. lagoa*; “m” *S. giovana* + *S. lagoa* + *S. telson* + *S. isthmi*; “n” *S. giovana* + *S. telson*; “o” *S. giovana* + *S. incipiens* + *S. trichotypa* + *S. lagoa*; “p” *S. giovana* + *S. lagoa* + *S. telson* + *S. trichotypa*; “q” *S. giovana* + *S. lagoa* + *S. trichotypa*; “r” *S. lagoa* + *S. telson* + *S. trichotypa*; “s” *S. telson* + *S. trichotypa*; “t” *S. incipiens* + *S. lagoa* + *S. lindneri* + *S. telson* + *S. trichotypa*; “u” *S. incipiens* + *S. trichotypa*.....10

Figura 3. Nós biogeográficos do gênero *Sepedonea*: 1 – traços (“c” + “d”); 2 – traços (“d” + “e”); 3 – traços (“g” + “h”); 4 – traços (“n” + “m”); 5 – traços (“l” + “m” + “i”); 6 – traços (“l” + “h” + “j” + “o”); 7 – traços (“o” + “p”); 8 – traços (“p” + “q” + “r”); 9 – traços (“r” + “s”) e 10 – traços (“t” + “s”).....12

Figura 4. Hipótese filogenética para *Sepedonea* (modificado de MARINONI & MATHIS 2006)..14

Figura 5. a) Áreas endêmicas na região Neotropical [modificado de MORRONE (2001a)]. Sub-regiões Caribenha (CAR), Amazônica (AMA), Chaquenha (CHA) e Paranaense (PAR). **b)** Áreas endêmicas na região Neotropical [modificado de AMORIM & PIRES (1996)]. Região Neotropical dividida em **componentes Caribenho, Noroeste e Sudeste**. Ilustrações retiradas de NIHEI & CARVALHO (2007).....14

Figura 6. “a” até “u”: Traços generalizados obtidos para *Sepedonea* e “v”: análise filogenética do gênero (modificado de MARINONI & MATHIS 2006). Traços “l” e “t”: congruência no padrão de distribuição das espécies *S. telson*, *S. incipiens* e *S. trichotypa*; Traços “o” e “u”: congruência no padrão de distribuição das espécies *S. incipiens* e *S. trichotypa*; Traços “c” e “d”: congruência no padrão de distribuição das espécies *S. canabraviana* e *S. barbosai*; Traços “p”, “r” e “s”: congruência no padrão de distribuição das espécies *S. telson* e *S. trichotypa*.....16

Figura 7. Ápice da filogenia proposta para os gêneros de Sciomyzidae [modificado de MARINONI & MATHIS (2000)]. Números representam a quantidade de caracteres que suportam cada ramo e abreviaturas ao lado de cada táxon indicam a distribuição encontrada para cada um deles. NT = Neotropical, AF = Afrotropical, NA = Neártica, SA = Subantártica, AD - região = distribuição cosmopolita exceto nas regiões anotadas. Ilustração retirada de KNUTSON & VALA (2002).....19

Figura 8. Clados 1, 2 e 3 e traço individual de suas respectivas espécies. Traço preto representa a distribuição das espécies do clado 2, traço vermelho a das espécies do clado 3 e traço verde a das espécies do clado 1. Círculo pontilhado indica a possível área de vicariância.....21

Figura 9. Filogenia de *Sepedonea* (modificado de MARINONI & MATHIS 2006) e traços individuais de *S. guatemalana*, *S. lagoa* e espécies dos clados 1, 2 e 3 (Fig. 4). Traço azul corresponde à distribuição de *S. guatemalana*, traço rosa à de *S. lagoa*, traços vermelho, preto e verde à dos clados 3, 2 e 1 respectivamente. Círculos pontilhados representam possíveis áreas de vicariância.....23

Figura 10. Clado 2 da filogenia de *Sepedonea* (Fig. 4) e traços individuais compostos pelas suas espécies. Círculos pontilhados representam possíveis áreas vicariantes para este clado.....24

Figuras a – b. Traço individual de <i>S. guatemalana</i> (a); Traço individual de <i>S. veredae</i> (b)...	41
Figuras c – d. Traço individual de <i>S. lindneri</i> (c); Traço individual de <i>S. isthmi</i> (d).....	42
Figuras e – f. Traço individual de <i>S. lagoa</i> (e); Traço individual de <i>S. barbosai</i> (f).....	43
Figuras g – h. Traço individual de <i>S. canabravana</i> (g); Traço individual de <i>S. neffi</i> (h).....	44
Figuras i – j. Traço individual de <i>S. giovana</i> (i); Traço individual de <i>S. guianica</i> (j).....	45
Figuras l – m. Traço individual de <i>S. telson</i> (l); Traço individual de <i>S. incipiens</i> (m).....	46
Figura n – Traço individual de <i>S. trichotypa</i>	47
Figuras o – p. Distribuição das espécies <i>S. veredae</i> , <i>S. trichotypa</i> e <i>S. guianica</i> (o); Distribuição das espécies <i>S. telson</i> , <i>S. neffi</i> e <i>S. guatemalana</i> (p).....	49
Figuras q – r. Distribuição das espécies <i>S. lindneri</i> , <i>S. isthmi</i> e <i>S. barbosai</i> (q); Distribuição das espécies <i>S. lagoa</i> e <i>S. canabravana</i> (r).....	50
Figuras s – t. Distribuição da espécie <i>S. giovana</i> (s); Distribuição da espécie <i>S. incipiens</i> (t).....	51

CAPÍTULO 2 - ANÁLISE DE PARCIMÔNIA DE BROOKS (BPA PRIMÁRIO) DE *SEPEDONEA* Steyskal (DIPTERA, SCIOMYZIDAE) NA REGIÃO NEOTROPICAL

Figura 1. Análise filogenética do gênero <i>Sepedonea</i> (modificado de Marinoni & Mathis 2006).....	58
Figura 2. Áreas endêmicas na região Neotropical [modificado de Amorim e Pires (1996)]. N Atlantic Forest - Floresta Atlântica Norte; S Atlantic Forest - Floresta Atlântica Sul. Ilustração retirada de Nihei e Carvalho (2007).....	63
Figura 3. Áreas endêmicas dos componentes Noroeste (a) e Sudeste (b) [modificado de Amorim e Pires (1996)]. a AnMA - Andes e América Central; Ven/Col - Venezuela e Colômbia; Guy - Guiana; CoAm - Amazônia Colombiana; WNe - Oeste do Rio Negro; SWAm - Sudoeste da Amazônia; NEAm - Nordeste da Amazônia; b SEAm - Sudeste da Amazônia; NEBR - Nordeste do Brasil; MGBA - Minas Gerais e Bahia; SBA - Sul da Bahia;	

NRJ - Norte do Rio de Janeiro; **SPRJ** - São Paulo e Rio Janeiro; **ArgSBR** - Argentina e Sul do Brasil. Ilustração retirada de Sigrist (2006).....63

Figura 4: Áreas endêmicas na região Neotropical [modificado de Morrone (2001a)]. Sub-regiões Caribenha (CAR), Amazônica (AMA); Chaquenha (CHA) e Paranaense (PAR). Ilustração retirada de Nihei e Carvalho (2007).....64

Figura 5. Áreas endêmicas na região Neotropical [modificado de Morrone (2001a)]. **AnMA** - Andes e América Central; **NAm** - Norte da Amazônia; **SWAm** - Sudoeste da Amazônia; **SEAm** -Sudeste da Amazônia; **NWAm** - Nam + SWAm. Ilustração retirada de Sigrist (2006).....64

Figura 6. Cladograma de área encontrado para as áreas endêmicas de Amorim e Pires (1996) na região Neotropical de acordo com a distribuição de *Sepedonea*. **Floresta Atlântica sem divisões**. Caracteres representados por esferas pretas (apomorfias) e brancas (homoplasias) correspondem aos componentes numerados no cladograma de táxon-área para este grupo de sub-regiões.....65

Figura 7. Cladograma de área encontrado para as áreas endêmicas de Amorim e Pires (1996) na região Neotropical de acordo com a distribuição de *Sepedonea*. **Floresta Atlântica dividida em norte (N ATL) e sul (S ATL)**. Caracteres representados por esferas pretas (apomorfias) e brancas (homoplasias) correspondem aos componentes numerados no cladograma de táxon-área para este grupo de sub-regiões.....66

Figura 8. Cladograma de área encontrado para as áreas endêmicas internas aos componentes Noroeste e Sudeste definidos por Amorim e Pires (1996) na região Neotropical de acordo com a distribuição de *Sepedonea*. **AnMA** – Andes e América Central; **Ven/Col** – Venezuela e Colômbia; **Guy** – Guiana; **CoAm** – Amazônia Colombiana; **WNe** – Oeste do Rio Negro; **SWAm** – Sudoeste da Amazônia; **NEAm** – Nordeste da Amazônia; **SEAm** – Sudeste da Amazônia; **NEBR** – Nordeste do Brasil; **MGBA** – Minas Gerais e Bahia; **SBA** – Sul da Bahia; **NRJ** – Norte do Rio de Janeiro; **SPRJ** – São Paulo e Rio Janeiro; **ArgSBR** – Argentina e Sul do Brasil. Caracteres representados por esferas pretas (apomorfias) e brancas (homoplasias) correspondem aos componentes numerados no cladograma de táxon-área para este grupo de sub-regiões.....67

Figura 9. Cladograma de área encontrado para as **sub-regiões** endêmicas estabelecidas por Morrone (2001a; 2006) na região Neotropical de acordo com a distribuição de *Sepedonea*. Caracteres representados por esferas pretas (apomorfias) e brancas (homoplasias) correspondem aos componentes numerados no cladograma de táxon-área para este grupo de áreas.....68

Figura 10: Cladograma de área encontrado para as **sub-regiões** endêmicas estabelecidas por Morrone (2001a; 2006) na região Neotropical de acordo com a distribuição de *Sepedonea*. **Sub-região Amazônica dividida em Sudeste (SEAm) e Noroeste (NWAm).** Caracteres representados por esferas pretas (apomorfias) e brancas (homoplasias) correspondem aos componentes numerados no cladograma de táxon-área para este grupo de áreas.....69

Figura 11. Cladograma de área encontrado para as **sub-regiões** endêmicas estabelecidas por Morrone (2001a; 2006) na região Neotropical de acordo com a distribuição de *Sepedonea*. **Sub-região Amazônica dividida em sudeste (SEAm), norte (NAm) e sudoeste (SWAm).** Caracteres representados por esferas pretas (apomorfias) e brancas (homoplasias) correspondem aos componentes numerados no cladograma de táxon-área para este grupo de regiões.....70

Figura 12 a. Árvore 1. Comprimento 39, índice de consistência 64 e índice de retenção 68.....71

Figura 12 b. Árvore 2. Comprimento 39, índice de consistência 64 e índice de retenção 68.....71

Figura 12 c. Cladograma de área encontrado para as **sub-regiões** endêmicas estabelecidas por Morrone (2001a; 2006) na região Neotropical de acordo com a distribuição de *Sepedonea*. **Sub-região Amazônica dividida em sudeste (SEAm), norte (NAm) e sudoeste (SWAm) e sub-regiões Chaquenha e Paranaense em suas respectivas províncias.** Caracteres representados por esferas pretas (apomorfias) e brancas (homoplasias) correspondem aos componentes numerados no cladograma de táxon-área para este grupo de regiões.....71

Figura 13. Relacionamento histórico entre os componentes: Noroeste, Sudeste e Caribenho [modificado de Amorim e Pires (1996)]. Retirado de Nihei e Carvalho (2007).....74

- Figura 14.** Relacionamento histórico entre áreas endêmicas menores, dos componentes Noroeste e Sudeste [modificado de Amorim e Pires (1996)]. Retirado de Sigrist (2006).....76
- Figura 15.** Relacionamento entre áreas na região Neotropical [modificado de Nihei e Carvalho (2007)]. Sub-região Amazônica dividida de acordo com proposição original de Amorim e Pires (1996): SE Amazônia e NW Amazônia.....79
- Figura a.** Cladograma táxon-área para a distribuição das espécies de *Sepedonea* na região Neotropical, utilizando a classificação proposta por **Amorim e Pires (1996)**. **Floresta Atlântica não dividida**. **SE Amazônia:** Sudeste da Amazônia; **N Amazônia:** Norte da Amazônia; **SW Amazônia:** Sudoeste da Amazônia.....93
- Figura b.** Cladograma de táxon-área para a distribuição das espécies de *Sepedonea* na região Neotropical, utilizando a classificação proposta por **Amorim e Pires (1996)**. **Floresta Atlântica dividida em norte e sul**. **SE Amazônia:** Sudeste da Amazônia; **N Amazônia:** Norte da Amazônia; **SW Amazônia:** Sudoeste da Amazônia; **N ATL:** Norte da Floresta Atlântica; **S ATL:** Sul da Floresta Atlântica.....93
- Figura c.** Cladograma de táxon-área para a distribuição das espécies de *Sepedonea* na região Neotropical, utilizando a classificação proposta por **Amorim e Pires (1996)**. **Componentes Noroeste e Sudeste subdivididos internamente**. Componente Noroeste: **AnMA** – Andes e América Central; **Ven+Colom** – Venezuela e Colômbia; **Guy** – Guiana; **CoAm** – Amazônia Colombiana; **WNe** – Oeste do Rio Negro; **SWAm** – Sudoeste da Amazônia; **NEAm** – Nordeste da Amazônia; Componente Sudeste: **SEAm** – Sudeste da Amazônia; **NEBR** – Nordeste do Brasil; **MGBA** – Minas Gerais e Bahia; **SBA** – Sul da Bahia; **NRJ** – Norte do Rio de Janeiro; **SPRJ** – São Paulo e Rio Janeiro; **ArgSBR** – Argentina e Sul do Brasil.....94
- Figura d.** Cladograma de táxon-área para a distribuição das espécies de *Sepedonea* na região Neotropical, utilizando a classificação proposta por **Morrone (2001a; 2006)**. **Sub-regiões biogeográficas da região Neotropical**.....94
- Figura e.** Cladograma de táxon-área para a distribuição das espécies de *Sepedonea* na região Neotropical, utilizando a classificação proposta por **Morrone (2001a; 2006)**. **Sub-região Amazônica dividida em SEAm: Sudeste da Amazônia e NWAm: Noroeste da Amazônia (Amorim & Pires 1996)**.....95

Figura f. Cladograma de táxon-área para a distribuição das espécies de *Sepedonea* na região Neotropical, utilizando a classificação proposta por Morrone (2001a; 2006). **Sub-região Amazônica dividida em SEAm:** Sudeste da Amazônia; **NAm:** Noroeste da Amazônia e **SWAm:** Sudoeste da Amazônia (Amorim & Pires 1996).....95

Figura g. Cladograma de táxon-área para a distribuição das espécies de *Sepedonea* na região Neotropical, utilizando a classificação proposta por Morrone (2001a; 2006). **Sub-região Amazônica dividida em SEAm, NAm, SWAm** (Amorim & Pires 1996); **Sub-regiões Paranaense e Chaquenha** divididas em suas respectivas províncias. **Sub-região Chaquenha:** Pampa, Chaco, Cerrado e Caatinga; **Sub-região Paranaense:** Mata Atlântica, Mata de Araucária e Floresta do Paraná.....96

CAPÍTULO 3 - SUBSÍDIOS PARA TAXONOMIA INTEGRATIVA EM *SEPEDONEA* Steyskal: SUPORTE MOLECULAR À HIPÓTESE MORFOLÓGICA DE ESPÉCIE

Figura 1. Fenograma de similaridade entre os indivíduos seqüenciados.....112

TABELAS

CAPÍTULO 1 - ANÁLISE DE TRAÇOS DO GÊNERO NEOTROPICAL *SEPEDONEA* STEYSKAL (DIPTERA, SCIOMYZIDAE): UMA PROPOSTA SUPORTADA PELA ANÁLISE FILOGENÉTICA DE SUAS ESPÉCIES

Tabela I. Banco de dados utilizado para gerar mapas de distribuição.....33

CAPÍTULO 3 - SUBSÍDIOS PARA TAXONOMIA INTEGRATIVA EM *SEPEDONEA* Steyskal: SUPORTE MOLECULAR À HIPÓTESE MORFOLÓGICA DE ESPÉCIE

Tabela 1. Espécies seqüenciadas e suas localidades de coleta.....107

Tabela 2. Primers usados no estudo.....107

Tabela 3. Variação molecular intra-específica e interespecífica.....109

MATRIZES DE BPA

CAPÍTULO 2 - ANÁLISE DE PARCIMÔNIA DE BROOKS (BPA PRIMÁRIO) DE *SEPEDONEA* Steyskal (DIPTERA, SCIOMYZIDAE) NA REGIÃO NEOTROPICAL

Matriz nº 1. Amorim e Pires (1996) – Floresta Atlântica sem divisão.....	98
Matriz nº 2. Amorim e Pires (1996) – Floresta Atlântica dividida em norte e sul.....	98
Matriz nº 3. Amorim e Pires (1996) – Componentes Noroeste e Sudeste subdivididos.....	99
Matriz nº 4. Morrone (2001a; 2006) – Sub-regiões biogeográficas da região Neotropical.....	99
Matriz nº 5. Morrone (2001a; 2006) – Sub-regiões biogeográficas da região Neotropical. Sub-região Amazônica dividida em Noroeste da Amazônia (NWAm) e Sudeste da Amazônia (SEAm).....	100
Matriz nº 6. Morrone (2001a; 2006) – Sub-regiões biogeográficas da região Neotropical. Sub-região Amazônica dividida em Sudoeste da Amazônia (SWAm), Norte da Amazônia (NAm) e Sudeste da Amazônia (SEAm).....	100
Matriz nº 7. Morrone (2001a; 2006) – Sub-região Amazônica dividida em Norte da Amazônia (NAm), Sudoeste da Amazônia (SWAm) e Sudeste da Amazônia (SEAm). Sub-regiões Chaquenha e Paranaense divididas em suas respectivas províncias.....	101

A FAMÍLIA SCIOMYZIDAE

A Família Sciomyzidae Fallén (1820) constitui-se por aproximadamente 600 espécies distribuídas em 58 gêneros. Seus representantes encontram-se mundialmente distribuídos, sendo as regiões Neártica e Paleártica as que apresentam maior número de espécies. Sobre a fauna Neotropical há ainda muito a ser conhecido: Atualmente são descritas 85 espécies em 23 gêneros (KNUTSON *et al.* 1976, KNUTSON 1987).

Estes dípteros, mais comumente conhecidos por “marsh flies” ou “snail-killing flies” na literatura de língua inglesa, têm sido bastante estudados no que se refere à biologia de suas larvas (BERG 1964, KNUTSON & BERG 1967, KNUTSON *et al.* 1975, ABERCROMBIE & BERG 1978, BERG & KNUTSON 1978, KNUTSON & VALLEY 1978).

Desde a primeira publicação (BERG 1953), o hábito alimentar e o ciclo de vida de aproximadamente 200 espécies foram determinados. O considerável interesse voltado para as larvas de Sciomyzidae deve-se ao fato de quase todas as espécies serem predadoras ou parasitóides de moluscos aquáticos ou terrestres, ou ainda, por consumirem massas de ovos dos mesmos, como no caso de *Antichaeta* (FISHER & ORTH 1964, KNUTSON 1966, KNUTSON & ABERCROMBIE 1977, HORSÁKOVÁ 2003, BARKER *et al.* 2004). Esta capacidade torna-se de grande importância quando pensada em termos de sua utilização no controle biológico de vetores causadores de doenças parasitárias tropicais e subtropicais como fasciolose e esquistossomose. Os agentes causadores de ambas possuem como hospedeiros intermediários moluscos aquáticos (BERG 1953, NEFF 1964, BERG 1973, ABERCROMBIE & BERG 1978).

Apesar do potencial das espécies de Sciomyzidae como agentes no controle biológico principalmente de gastrópodos, pouco é conhecido sobre a influência das diferentes variáveis bióticas ou abióticas que possam estar atuando nas comunidades das espécies desta família. Variáveis ao acaso tal como luz, vento, temperatura, neblina entre outros, características permanentes do ambiente em que habitam (estrutura de vegetação e hidrologia) e distribuição espacial dos organismos são pontos que carecem de estudos dentro da família. WILLIAMS *et al.* (dados não publicados), incentivados por este motivo, fizeram um estudo sobre os fatores afetando a dinâmica das espécies de Sciomyzidae em uma área com periodicidade entre épocas secas e úmidas no oeste da Irlanda. Os autores discutem sobre o alto grau de especificidade de micro-habitat apresentado pelas espécies da família, o qual é influenciado em maior escala pela estrutura de vegetação e pelo regime hidrológico. Comentam ainda sobre o baixo número de indivíduos coletados no período de realização do trabalho, confirmando a típica ocorrência de populações em baixa densidade de indivíduos.

Outro fator além de sua utilidade em controle biológico, direcionando o interesse para o estudo dos sciomizídeos é o seu conseqüente potencial para análises de evolução do comportamento saprófago-predador-parasitóide (KNUTSON & VALA 2002).

Por apresentarem certo grau de variação comportamental, associação com espécies de Mollusca e reduzida capacidade de vôo, os representantes desta família mostram ainda promissora utilidade em estudos de co-evolução e biogeografia (BERG & KNUTSON 1978, FERRAR 1987, KNUTSON & VALA 2002, BARKER *et al.* 2004). Entretanto, análises históricas envolvendo as espécies dentro de seus respectivos gêneros são escassas. Até o momento apenas três gêneros tiveram suas monofilias corroboradas e o relacionamento filogenético entre suas espécies definidos: *Protodictya* MALLOCH (1933), *Thecomyia* PERTY (1833) e *Sepedonea* STEYSKAL (1973) (MARINONI & CARVALHO 1993, MARINONI *et al.* 2003, MARINONI & MATHIS 2006, respectivamente).

A família por sua vez, também se encontra estabelecida como grupo natural. O mesmo é válido para seus táxons subordinados: Sciomyzinae (Sciomyzini e Tetanocerini) e Salticellinae (MARINONI & MATHIS 2000, KNUTSON & VALA 2002, BARKER *et al.* 2004).

A partir desse conhecimento prévio sobre a evolução dos grupos internos de Sciomyzidae, as análises com as espécies de seus gêneros tornaram-se mais facilmente compreensíveis pelo fornecimento de um contexto mais claro e propício para a busca de possíveis cenários evolutivos dentro da família.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABERCROMBIE, J. & C.O. BERG. 1978. Malacophagous Diptera of South America: biology and immature stages of *Dictyodes* (Sciomyzidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 22 (1): 23-32.
- BARKER, G.M.; L.V. KNUTSON; J-C. VALA; J.B. COUPLAND & J.K. BARNES. 2004. Overview of the biology of marsh flies (Diptera: Sciomyzidae), with special reference to predators and parasitoids of terrestrial gastropods, p. 159-225. *In*: G.M. BARKER (Ed.). **Natural Enemies of Terrestrial Molluscs**. CABI Publishing, CAB International, Oxfordshire, UK.
- BERG, C.O. 1953. Sciomyzid larvae (Diptera) that feed on snails. **Journal of Parasitology** 39: 630-636.
- BERG, C.O. 1973. Biological control of snail-borne diseases: a review. **Experimental Parasitology** 33: 318-330.
- BERG, C.O. & L.V. KNUTSON. 1978. Biology and systematics of the Sciomyzidae. **Annual Review of Entomology** 23: 238-258.
- FISHER, T.W. & R.E. ORTH. 1964. Biology and immature stages of *Antichaeta testacea* Melander (Diptera: Sciomyzidae). **Hilgardia** 36: 1-29.
- HORSÁKOVÁ, J. 2003. Biology and immature stages of the clam-killing fly, *Renocera pallida* (Diptera: Sciomyzidae). **European Journal of Entomology** 100: 143-151.
- KNUTSON, L.V. 1966. Biology and immature stages of malacophagous flies: *Antichaeta analis*, *A. atriseta*, *A. brevipennis* and *A. obliviosa* (Diptera: Sciomyzidae). **Transactions of the American Entomological Society** 92: 67-101.
- KNUTSON, L.V. 1987. Sciomyzidae, p. 927-940. *In*: MCALPINE J.F.; B.V. PETERSON; G.E. SHEWELL; H.J. TESKEY; J.R. VOCKEROTH & D.M. WOOD (Eds.). **Manual of Nearctic Diptera**. vol. 2. Agriculture Canada, Research Branch, Monograph 28, Ottawa, Pp. 675-1332.
- KNUTSON, L.V. & C.O. BERG. 1967. Biology and immature stages of malacophagous Diptera of the genus *Knutsonia* Verbeke (Sciomyzidae). **Bulletin des l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique** 43: 1-60.
- KNUTSON, L.V. & J. ABERCROMBIE. 1977. Biology of *Antichaeta melanosoma* (Diptera: Sciomyzidae), with notes on parasitoid Braconidae and Ichneumonidae (Hymenoptera). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 79: 111-125.

- KNUTSON, L.V. & K. VALLEY. 1978. Biology of a Neotropical snail-killing fly, *Sepedonea isthmi* (Diptera: Sciomyzidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 80: 197-209.
- KNUTSON, L.V. & J-C. VALA. 2002. An evolutionary scenario of Sciomyzidae and Phaeomyiidae (Diptera). **Annales de la Société Entomologique de France** 38: 145-162.
- KNUTSON, L.V.; R. ROZKOSNÝ & C.O. BERG. 1975. Biology and immature stages of *Pherbina* and *Psacadina* (Diptera, Sciomyzidae). **Acta Scientiarum Naturalium Academiae Scientiarum Bohemoslovacae Brno (new series)** 9 (1): 1-38.
- KNUTSON, L.V.; G.C. STEYSKAL; J. ZUSCA & J. ABERCROMBIE. 1976. Family Sciomyzidae, p. 1-24 *In*: N. PAPAVERO (Ed.). **A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, 64.
- MARINONI, L. & C.J.B. CARVALHO. 1993. Cladistic Analysis of *Protodictya* (Diptera, Sciomyzidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 95 (3): 412-417.
- MARINONI, L. & W.N. MATHIS. 2000. Cladistic analysis of Sciomyzidae Fallén, 1820 (Diptera). **Proceedings of the Biological Society of Washington** 113 (1): 162-209.
- MARINONI, L. & W.N. MATHIS. 2006. A cladistic analyses of the Neotropical genus *Sepedonea* Steyskal (Diptera: Sciomyzidae). **Zootaxa** 1236: 37-52.
- MARINONI, L.; G.C. STEYSKAL & L.V. KNUTSON. 2003. Revision and cladistic analysis of the Neotropical Genus *Thecomyia* Perty (Diptera: Sciomyzidae). **Zootaxa** 191: 1-36.
- NEFF, S.E. 1964. Snail-killing sciomyzid flies: application in biological control. **Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie**, 15: 933-939.

BIOGEOGRAFIA DO GÊNERO NEOTROPICAL *SEPEDONEA* Steyskal (DIPTERA, SCIOMYZIDAE)**RESUMO**

O gênero *Sepedonea* foi estudado com base na Análise de Traços e Parcimônia de Brooks (BPA primário). Também foram discutidos subsídios para Taxonomia Integrativa através da análise de seqüências do gene mitocondrial Citocromo Oxidase Subunidade I (COI) das seguintes espécies: *Sepedonea trichotypa*, *S. giovana*, *S. incipiens* e *Sepedomerus sp.* Steyskal, 1973 (Sciomyzidae). Hipóteses de espécies do gênero, delimitadas com base em morfologia, foram testadas e suportadas por dados moleculares. Através da análise de traços estudou-se o padrão distribucional de *Sepedonea*, que se mostrou congruente com a análise filogenética das espécies e suportou a classificação proposta por Morrone (2006) para região Neotropical. O sudeste brasileiro foi considerado uma área endêmica para as espécies de *Sepedonea*. Dez nós biogeográficos e vinte traços generalizados foram estabelecidos, concentrando-se nessa área. A área indicada como relevante para diversificação de *Sepedonea* corrobora a visão de hotspot prioritário para a conservação da floresta Atlântica. A análise dos traços individuais mostrou-se informativa assim como a análise dos traços generalizados e nós biogeográficos. O BPA foi realizado a partir dos dados filogenéticos e de distribuição de *Sepedonea*. A partir desta análise e utilizando-se as áreas de Amorim e Pires (1996) foi evidenciada a importância da mata Atlântica para o gênero, além da importância das Serras do Mar e Mantiqueira na diversificação do grupo. Com a utilização das áreas de Morrone (2001a; 2006) foi possível identificar que indivíduos de *Sepedonea* com registro em áreas caracteristicamente de formações abertas, distribuem-se provavelmente em enclaves de ambientes úmidos existentes nessas regiões. Os resultados em geral, apresentaram congruência limitada com os padrões originais. Entretanto, é possível que a região Neotropical apresente história biogeográfica bem mais complexa que o esperado na busca de padrões congruentes. A possibilidade de registro incompleto de distribuição das espécies também deve ser considerada. A Amazônia apresentou-se não monofilética, diferente da floresta Atlântica. A partir da análise das seqüências de COI verificou-se que as variações obtidas indicaram uma distinção pelo menos 11 vezes menor dentro da espécie *Sepedonea trichotypa* que a definida entre as diferentes espécies estudadas. Ressalta-se com este último trabalho a necessidade de que fontes diferentes de caracteres sejam abordadas na definição de uma espécie.

PALAVRAS-CHAVE: Área endêmica, Biogeografia Cladística, COI, Morfologia, região Neotropical.

BIOGEOGRAPHY OF THE NEOTROPICAL GENUS *SEPEDONEA* Steyskal (DIPTERA, SCIOMYZIDAE)

ABSTRACT

The genus *Sepedonea* was analyzed based on the Track Analysis and the Brooks Parsimony Analysis (Primary BPA). Subsidies for Integrative Taxonomy were also discussed based on the study of sequences of the mitochondrial Cytochrome Oxidase Subunit I gene (COI) of the following species: *Sepedonea trichotypa*, *S. giovana*, *S. incipiens* and *Sepedomerus* sp. Steyskal, 1973 (Sciomyzidae). Hypotheses of *Sepedonea* species, delimited by morphological data, were tested and supported by molecular data. The Track Analysis studied the distributional pattern of *Sepedonea*, which was congruent with the phylogenetic analysis of the species and supported the previously classification proposed by Morrone (2006) for the Neotropical region. The eastern Brazil was defined as an endemic area for the genus. Ten biogeographical nodes and twenty generalized tracks were identified, particularly in this region. The area identified as relevant for the diversification of *Sepedonea* corroborates with the Atlantic rainforest as a hotspot for conservation. The individual track analysis was informative as well as the generalized track and biogeographical node analysis. The Primary BPA was based on phylogenetic data and the distribution data of *Sepedonea*. From this analysis and with the areas proposed by Amorim and Pires (1996), the importance of the Atlantic rainforest for the genus was detected, besides the support of the importance of the Serra do Mar and Mantiqueira ridges for the group diversification. Using the areas proposed by Morrone (2001a; 2006) was possible to identify that individuals of *Sepedonea* registered in areas characteristically of open formations, are distributed probably inside humid environments that exists in this region. The obtained results in general presented limited congruence with the original patterns. However, it is possible that the Neotropical region presents biogeographical history much more complex than what it has been expected in the search of congruent patterns. The possibility of incomplete distribution register of the species should be considered. The Amazonia was not monophyletic contrasting with the Atlantic forest. The analyses of the COI sequences revealed that the variation values established indicates a distinction at least 11 times lower in *Sepedonea trichotypa* than the distinction between the other species. It is reinforced by this last study the necessity to use different kind of data to define species.

KEY-WORDS: Endemic area, Cladistic Biogeography, COI, Morphology, Neotropical region.

CAPÍTULO 1

ANÁLISE DE TRAÇOS DO GÊNERO NEOTROPICAL *SEPEDONEA* Steyskal (DIPTERA, SCIOMYZIDAE): UMA PROPOSTA SUPORTADA PELA ANÁLISE FILOGENÉTICA DE SUAS ESPÉCIES

RESUMO

É apresentada uma análise de traços das espécies do gênero *Sepedonea* que possui distribuição exclusivamente neotropical, estendendo-se desde o sul do México até o norte da Argentina. Os traços individuais e os generalizados foram obtidos com auxílio do programa ArcView GIS 3.2 a partir de um banco de dados com as localidades de ocorrência das espécies. Houve o suporte da porção oriental do Brasil como área endêmica previamente definida como sub-região Paranaense. O padrão obtido teve congruência com a análise filogenética das espécies, pela definição de traços generalizados formados por espécies proximamente relacionadas filogeneticamente. Foram encontrados 10 nós biogeográficos e 20 traços generalizados concentrados no sudeste brasileiro, área de localização das serras do Mar e Mantiqueira. A formação dessas serras possivelmente tenha influenciado a história dos táxons. A área indicada como relevante para diversificação de *Sepedonea* corrobora a visão de *hotspot* prioritário à conservação da floresta Atlântica. O padrão biogeográfico do gênero mostrou-se similar à classificação previamente apresentada para região Neotropical.

PALAVRAS-CHAVE: área de endemismo, nó biogeográfico, conservação, áreas prioritárias.

ABSTRACT

The present study provides a track analysis of species of the genus *Sepedonea*, which is exclusively neotropical and ranges from southern Mexico to northern Argentina. Individual and generalized tracks were obtained using the software ArcView GIS 3.2 from a database of species occurrence records. The results provide support for eastern Brazil as an area of endemism, previously defined as the “Parana” sub-region. There was congruence between this pattern and a phylogenetic analysis of the species, by generalized tracks formed by phylogenetic related taxa. A total of 10 biogeographical nodes and 20 generalized tracks were identified, particularly in the region of the Serra do Mar and Serra da Mantiqueira mountain ranges. The formation of these mountain ranges possibly influenced the evolutionary history of the taxa. The area identified as relevant for the diversification of *Sepedonea* corroborates the point of view of the Atlantic rainforest as a hotspot for conservation. The biogeographical pattern of the genus was shown to be similar to the previously presented classification of the Neotropical region.

KEY-WORDS: area of endemism, node, conservation, priority areas.

1. INTRODUÇÃO

1.1. O gênero *Sepedonea* Steyskal, 1973

As espécies de *Sepedonea* Steyskal, 1973 apresentam distribuição exclusivamente neotropical, estendendo-se desde o sul do México até o nordeste da Argentina. Como característica marcante, as larvas desse gênero apresentam comportamento predador de moluscos aquáticos (ABERCROMBIE 1970, FREIDBERG *et al.* 1991).

O gênero foi revisado por FREIDBERG *et al.* (1991) e teve o relacionamento filogenético entre suas espécies estabelecido por MARINONI & MATHIS (2006). São treze as espécies descritas: *S. barbosai* Knutson & Bredt, 1976; *S. canabravana* Knutson & Bredt, 1976; *S. guatemalana* (Steyskal, 1951); *S. guianica* (Steyskal, 1951); *S. incipiens* Freidberg, Knutson & Abercrombie, 1991; *S. isthmi* (Steyskal, 1951); *S. lagoa* (Steyskal, 1951); *S. lindneri* (Hendel, 1932) [espécie designada como tipo do gênero]; *S. neffi* Freidberg, Knutson & Abercrombie, 1991; *S. telson* (Steyskal, 1951); *S. trichotypa* Freidberg, Knutson & Abercrombie, 1991; *S. veredae* Freidberg, Knutson & Abercrombie, 1991 e *S. giovana* Marinoni & Mathis, 2006.

Sepedonea pertence ao grupo *Sepedon* (Sciomyzinae: Tetanocerini), inicialmente definido por STEYSKAL (1973) e corroborado pelas análises filogenéticas de MARINONI & MATHIS (2000) e BARKER *et al.* (2004). Nestas, os táxons relacionados ao grupo *Sepedon* situaram-se no ápice do cladograma, sendo *Sepedonea* um dos mais apicais. Neste grupo estão também alocados os gêneros *Sepedon* Latreille, 1804; *Sepedonella* Verbeke, 1950; *Sepedoninus* Verbeke, 1950; *Thecomyia* Perty, 1833 e *Sepedomerus* (Steyskal, 1973).

A partir do trabalho de MARINONI & MATHIS (2006) houve a corroboração de que *Sepedon*, *Sepedomerus* e *Sepedonea* estão intimamente relacionados e formam um grupo monofilético e ainda que *Sepedomerus* (distribuição nas regiões Neotropical e Neártica) é grupo-irmão de *Sepedonea*. O gênero *Sepedon* Latreille (cosmopolita) apresenta-se como grupo irmão de (*Sepedonea* + *Sepedomerus*).

Esta análise filogenética das espécies de *Sepedonea* resultou em um cladograma a partir do levantamento de 27 caracteres morfológicos de adulto. Apesar da obtenção de um único cladograma indicar uma boa resolução dos relacionamentos, os autores sugerem que um estudo biogeográfico enfocando as espécies do gênero poderia vir a acrescentar informações esclarecedoras, além de corroborar os relacionamentos encontrados. Esta indicação apoiou-se principalmente no fato de *Sepedonea neffi*, espécie situada em um dos clados mais apicais na filogenia, apresentar distribuição geográfica disjunta com escassez de espécimens registrada

na literatura. Desta forma, esta espécie pode ainda futuramente, ter o seu posicionamento alterado no cladograma.

Embora as espécies de Sciomyzidae demonstrem destacado potencial para análises biogeográficas por sua reduzida capacidade de vôo e associação com o hospedeiro, nenhum trabalho neste sentido foi realizado até o momento.

Este trabalho tem como objetivo apresentar uma análise do padrão distribucional das espécies de *Sepedonea* através do método de análise de traços (pan-biogeográfico) comparando seus resultados às hipóteses já propostas sobre a história da região e também com base na filogenia das espécies (MORRONE & CRISCI 1995; MORRONE 2004; MARINONI & MATHIS 2006).

1.2. A metodologia Pan-biogeográfica

A Pan-biogeografia foi proposta por LÉON CROIZAT (1958, 1964, 1976) a partir de meados do século XX e baseia-se na premissa de que a Terra e a vida evoluem juntas. Surgiu como reação ao dispersalismo de DARWIN (1859) e WALLACE (1876) trazendo à tona o paradigma vicariante. Aplica-se no reconhecimento de componentes bióticos, que, por sua vez, são de grande importância na compreensão da evolução no espaço e no tempo dos organismos em questão (MORRONE 2004). Esta metodologia classifica-se como uma das metodologias básicas que fazem parte do ramo da biogeografia histórica (MORRONE & CRISCI 1995, MORRONE 2005, POSADAS *et al.* 2006) e atualmente caracteriza-se por apresentar mais de uma abordagem (CRAW *et al.* 1999, MORRONE 2005). Uma delas trata-se do método denominado Análise de traços (CRAW *et al.* 1999), ferramenta empregada neste estudo.

A análise de traços caracteriza-se por avaliar a dimensão geográfica dos organismos em questão e a partir disso reconhece os padrões que implicam em homologia espacial. A distribuição dos organismos é hipotetizada através de “traços individuais” que interligam as coordenadas de localização de um determinado táxon pela distância mínima existente entre eles (CRAW *et al.* 1999). Traços individuais são, portanto, a unidade básica de um estudo pan-biogeográfico e representam de fato o espaço no qual a evolução do grupo tem ocorrido (MORRONE 2001a, CARVALHO 2004).

Em um segundo momento são estabelecidos os traços que resultam da congruência espacial entre dois ou mais traços individuais, denominados “traços generalizados”. Esses são importantes no reconhecimento de áreas de endemismos menores (componentes bióticos) (MORRONE 2001b), que segundo MORRONE (2004, 2006), podem ser classificadas hierarquicamente em um sistema biogeográfico ordenado (distritos, províncias, domínios,

sub-regiões, regiões e reinos biogeográficos). Para o mesmo autor, embora muitos considerem áreas de endemismos como simplesmente unidades operacionais, ou seja, representação da distribuição, a definição mais apropriada deve levar em consideração o caráter histórico envolvido em sua determinação, pois mais que apenas unidades operacionais, áreas de endemismos são essencialmente entidades históricas que significam elementos fundamentais na compreensão da evolução (HAROLD & MOOI 1994, MORRONE 2001b, 2006).

A presença de um traço generalizado indica a existência de uma biota ancestral amplamente distribuída no passado, que posteriormente foi fragmentada em espécies diferentes por algum fenômeno, tal como eventos tectônicos, climáticos ou mesmo mudança no nível dos mares, sendo atualmente representada por congruência no padrão de distribuição destes organismos em algum nível (CRAW 1988).

Nesse contexto, identificar possíveis áreas de endemismos possui considerável importância já que elas representam focos de produção de biodiversidade no passado e conseqüentemente áreas de provável potencial evolucionário para o futuro (BROOKS *et al.* 1992).

É importante destacar também que o reconhecimento de elementos comuns no espaço e no tempo implica em homologia biogeográfica. Este conceito, por sua vez, encontra-se intimamente relacionado com a análise de pan-biogeografia (GREHAN 1988, MORRONE 2001b). O método pan-biogeográfico associado à biogeografia cladística podem constituir passos sucessivos para a determinação dessas homologias. O primeiro interliga-se com o estabelecimento de homologia primária, enquanto que a segunda objetiva a sua confirmação (homologia secundária) ou não (MORRONE 2001b).

Neste estudo foram buscadas homologias biogeográficas entre as diferentes espécies de *Sepedonea* com base em seu padrão de distribuição e corroboração por intermédio da análise filogenética existente para o gênero (MARINONI & MATHIS 2006).

1.3. Estudos biogeográficos na região Neotropical

A biota pertencente à América Latina e Caribe vem sendo estudada desde meados do século XIX, em inúmeros trabalhos que tentam sistematizar os seus padrões de distribuição num sistema biogeográfico composto por regiões, sub-regiões e províncias biogeográficas (para revisão ver MORRONE 2001a). Entretanto, a grande maioria destes estudos falham em propor classificações baseadas em um caráter evolutivo, resultando em unidades biogeográficas que acabam não correspondendo à unidades naturais (MORRONE 2002, NIHEI

& CARVALHO 2005), embora os autores em geral as reconheçam de fato como áreas históricas (MORRONE 2001a).

No caso da região Neotropical, NIHEI & CARVALHO (2005) citaram três estudos significantes na demarcação de áreas de endemismos menores (entidades históricas) dentro da região: 1. CRACRAFT (1985) baseado em padrão de distribuição de aves e analisando a América do Sul como um todo; 2. AMORIM & PIRES (1996) que estudou o padrão filogenético e biogeográfico de primatas e dípteros na região Neotropical e 3. MORRONE (2001a) que utilizando estritamente análise pan-biogeográfica de inúmeros táxons de plantas e animais, dividiu a região Neotropical em quatro sub-regiões: Amazônica, Chaquenha, Caribenha e Paranaense.

Mais recentemente, MORRONE (2004) dividiu a região novamente em quatro, reconhecendo agora uma parte que se encontrava dentro da sub-região Caribenha como zona de transição Mexicana, caracterizada como uma área de superposição entre elementos neárticos e neotropicais.

Trabalhos envolvendo biogeografia de Sciomyzidae não foram realizados até o momento. Dentro da ordem Diptera, a família Muscidae destaca-se por possuir o seu padrão de distribuição na América Latina analisado em alguns trabalhos desenvolvidos nos últimos anos (CARVALHO 1999, CARVALHO & COURI 2002, CARVALHO *et al.* 2003, NIHEI & CARVALHO 2005, BORTOLANZA *et al.* 2006, CARVALHO & PONT 2006, NIHEI & CARVALHO 2007). Entre eles, CARVALHO *et al.* (2003) utilizando o método pan-biogeográfico associado à biogeografia cladística e NIHEI & CARVALHO (2005) que estudaram a distribuição do gênero *Polietina* Schnabl & Dziedzicki através de pan-biogeografia (análise de traços), propondo áreas primariamente homólogas dentro da região Neotropical e em seguida discutindo estes resultados com base na hipótese filogenética do gênero.

2. OBJETIVOS

Este trabalho tem como objetivo apresentar uma análise do padrão distribucional das espécies de *Sepedonea* através do método de análise de traços (pan-biogeográfico), comparando seus resultados às hipóteses já propostas sobre a evolução da região e também com base na filogenia das espécies (MORRONE & CRISCI 1995; MORRONE 2004; MARINONI & MATHIS 2006).

Os objetivos específicos são:

- Encontrar áreas de endemismos para as espécies de *Sepedonea* através da análise de traços;
- Examinar se os traços generalizados suportam a filogenia proposta para as espécies do gênero (MARINONI & MATHIS 2006);
- Verificar se os mesmos componentes bióticos corroboram hipóteses prévias referentes à história da região Neotropical, em especial aquela proposta por MORRONE (2006);
- Buscar inferências sobre a diversificação das espécies do gênero.
- Analisar os traços individuais de cada espécie à luz de sua hipótese filogenética na tentativa de obter informações adicionais àquelas obtidas unicamente através de nós biogeográficos e traços generalizados.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Distribuição das espécies e Banco de Dados

As informações sobre as localidades de distribuição das treze espécies de *Sepedonea* foram obtidas a partir da literatura (FREIDBERG *et al.* 1991, MARINONI & MATHIS 2006). São poucos os estudos envolvendo gêneros da família Sciomyzidae na região Neotropical. Em termos mais atuais, estas são as únicas duas fontes bibliográficas existentes com informações acerca da distribuição das espécies de *Sepedonea*. Localidades para 211 registros foram obtidas, sendo que algumas espécies apresentaram poucos pontos de coleta (*S. barbosai*, *S. neffi*, *S. canabravana*, e *S. guianica*) e mesmo assim foram mantidas na análise por serem consideradas essenciais para o estabelecimento do padrão biogeográfico do gênero.

Foi confeccionada uma planilha no programa Microsoft Office Excel 2003 com as informações: gênero, espécie, país, estado, localidade, informações geográficas adicionais, longitude e latitude (Tabela I - APÊNDICE 1). As coordenadas geográficas referentes às localidades situadas no Brasil foram obtidas utilizando-se a página eletrônica <http://splink.cria.org.br/geoloc>. Para os pontos localizados em outros países foi utilizado o banco de dados do “Global Gazetteer” “<http://www.fallingrain.com/world>”.

Este arquivo foi utilizado para gerar os mapas de distribuição para as diferentes espécies com o programa ArcView GIS 3.2a

3.2. Área de estudo - região Neotropical

Sepedonea possui suas espécies distribuídas em toda a extensão geográfica correspondente à região Neotropical, exceto Caribe. Esta região corresponde aos trópicos do Novo Mundo (maior parte da América do Sul, América Central, sul do México, Ilhas do Caribe, parte sul da Flórida) e encontra-se dividida em quatro regiões menores: sub-regiões Caribenha, Amazônica, Chaquenha e Paranaense (ver MORRONE 2004, 2006 para descrição detalhada dessa região e suas respectivas sub-regiões). Faz parte do Reino biogeográfico Holotropical (áreas tropicais do planeta Terra), que compreende a porção oriental do paleocontinente Gondwana. Além da região Neotropical, este reino abrange a região Afrotropical, região Oriental e Tropical Australiana. Entre elas, a região Afrotropical é possivelmente a mais intimamente relacionada com a região Neotropical (MORRONE 2002, 2006). Não houve registro de *Sepedonea* nas zonas de transição Mexicana e Sul-Americana assim como na região Andina.

3.3. Análise de traços

A análise de traços foi o método utilizado para estudo do padrão distribucional das espécies de *Sepedonea*. A distribuição de cada espécie foi plotada em um mapa e os pontos de localização foram interligados através de uma ‘linha’. Esta linha conectiva entre as localidades recebe o nome de “traço individual”. Um traço individual deve sempre ser determinado obedecendo-se à condição de conexão das localidades sob a mínima distância existente entre elas.

Os Traços generalizados foram estabelecidos sempre que houve congruência espacial entre traços individuais que se apresentavam sobrepostos. Quando uma área caracterizou-se pela intersecção de dois ou mais traços generalizados foi considerada como sendo uma área híbrida composta por diferentes fragmentos geológicos e bióticos ancestrais. Constitui-se desta forma, um nó biogeográfico (MORRONE & CRISCI 1995, CRAW *et al.* 1999).

Todo o procedimento foi implementado no programa ArcView GIS 3.2a.

4. RESULTADOS

O padrão de distribuição para as treze espécies de *Sepedonea* foi representado pelo estabelecimento de traços individuais. Assim, a partir dos dados geográficos encontrados na literatura, 13 traços individuais foram determinados. Estes ocorreram ao longo de toda região Neotropical, sendo o ponto mais ao norte limitado pela distribuição de *S. guatemalana* (México, Chiapas, localidade de Las Cruces) e o limite mais ao Sul alcançando a região de Buenos Aires (Argentina) pelas distribuições de *S. trichotypa*, *S. incipiens* e *S. lindneri* (Fig. 1). Os traços individuais para cada uma das espécies podem ser analisados observando-se o APÊNDICE 2. A figura 1 ilustra a totalidade de distribuição apresentada para o gênero. Para distribuição mais detalhada das espécies ver também APÊNDICE 2.

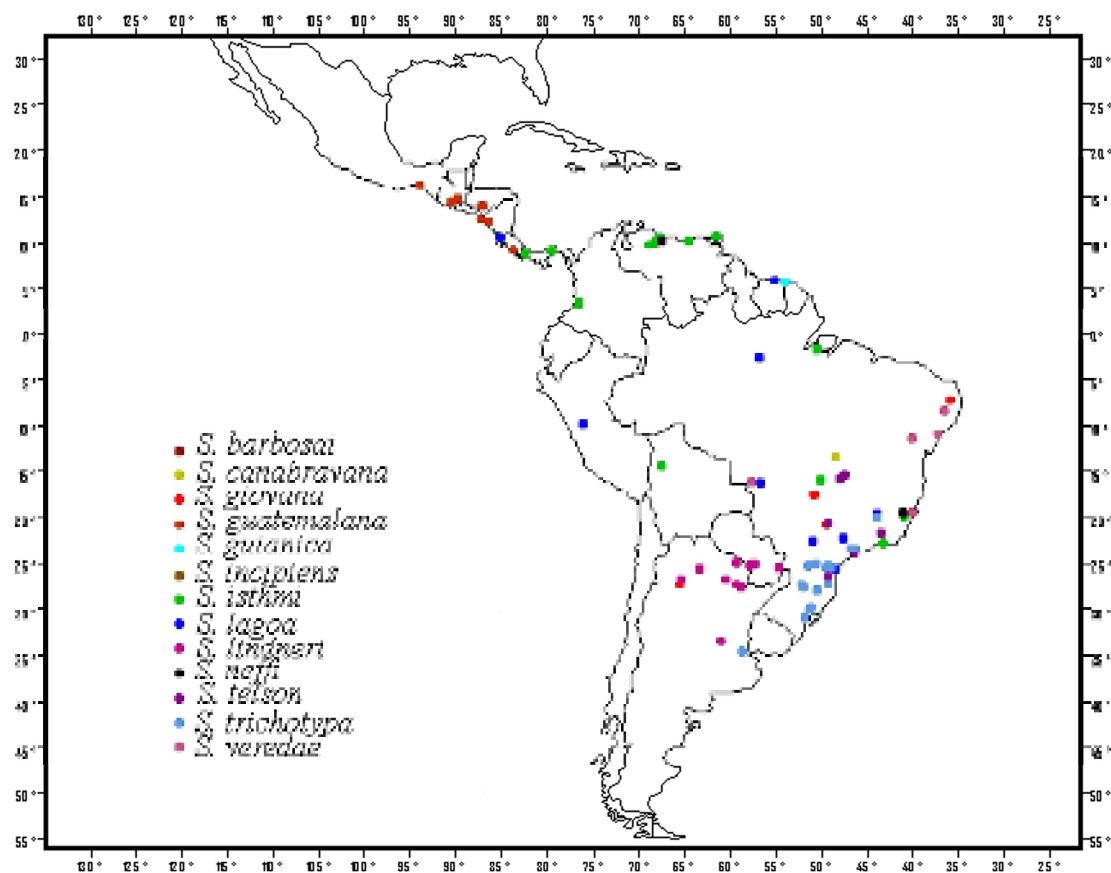


Figura 1 - Distribuição geográfica das espécies de *Sepedonea*;

Pela sobreposição de traços individuais foram encontrados 20 traços generalizados (Fig. 2). Somente *S. neffi* e *S. guatemalana* não apresentaram superposição de seus traços individuais. A primeira apresenta apenas dois pontos de localização registrados na literatura, que se

encontram amplamente disjuntos (ver APÊNDICE 2 – distribuição de *S. neffi* (Fig. h)). A segunda está distribuída desde Chiapas no México até a Costa Rica e é a única espécie do gênero que não ocorre na América do Sul (ver APÊNDICE 2 – traço individual de *S. guatemalana* (Fig. a)).

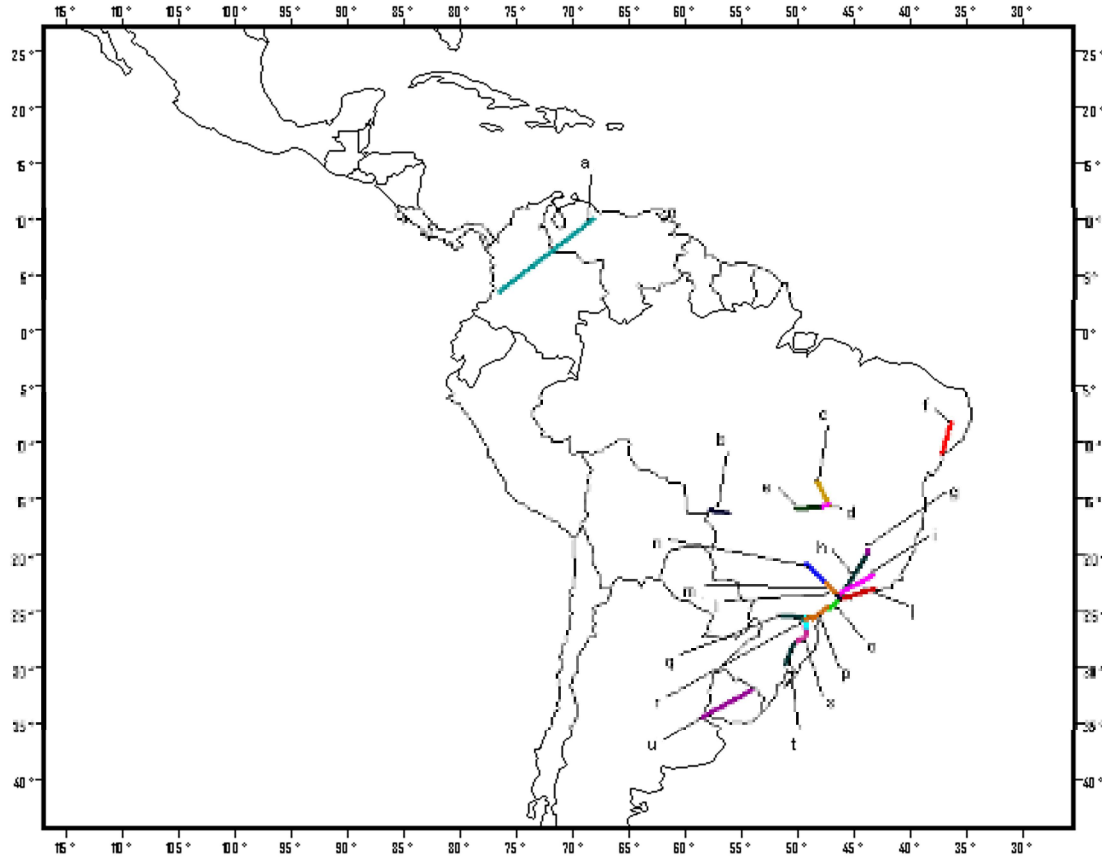


Figura 2 - Traços generalizados do gênero *Sepedonea*. “a” *S. guianica* + *S. isthmi*; “b” *S. lagoa* + *S. veredae*; “c” *S. canabravana* + *S. barbosai*; “d” *S. canabravana* + *S. barbosai* + *S. giovana* + *S. telson*; “e” *S. giovana* + *S. canabravana*; “f” *S. giovana* + *S. veredae*; “g” *S. giovana* + *S. lagoa*; “h” *S. giovana* + *S. trichotypa*; “i” *S. lagoa* + *S. telson*; “j” *S. incipiens* + *S. isthmi*; “l” *S. giovana* + *S. incipiens* + *S. isthmi* + *S. telson* + *S. trichotypa* + *S. lagoa*; “m” *S. giovana* + *S. lagoa* + *S. telson* + *S. isthmi*; “n” *S. giovana* + *S. telson*; “o” *S. giovana* + *S. incipiens* + *S. trichotypa* + *S. lagoa*; “p” *S. giovana* + *S. lagoa* + *S. telson* + *S. trichotypa*; “q” *S. giovana* + *S. lagoa* + *S. trichotypa*; “r” *S. lagoa* + *S. telson* + *S. trichotypa*; “s” *S. telson* + *S. trichotypa*; “t” *S. incipiens* + *S. lagoa* + *S. lindneri* + *S. telson* + *S. trichotypa*; “u” *S. incipiens* + *S. trichotypa*.

Sepedonea giovana esteve presente em 11 dos 20 traços generalizados encontrados. *Sepedonea lagoa* foi outra espécie com ampla representação, encontrada em 10 dos traços generalizados. Estas duas espécies se encontram vastamente distribuídas na área de estudo. Ainda, as espécies *S. telson* e *S. trichotypa* fizeram parte simultaneamente de nove de todos os traços estabelecidos.

Os traços generalizados de *Sepedonea* ocorreram principalmente na sub-região Paranaense, definida por MORRONE (2001a, 2006). Nesta sub-região houve uma concentração dos traços na província Bosque Atlântico Brasileiro, estendendo-se a partir desta em direção às províncias vizinhas: Bosque Paranaense e Bosque de *Araucaria angustifolia*. Em se tratando da proposta de AMORIM & PIRES (1996) com relação à áreas endêmicas na região Neotropical, os traços generalizados do gênero em questão corroboraram a parte mais ao sul do elemento Atlântico (Componente Sudeste).

Foram identificados 10 nós biogeográficos (Fig. 3). Estes são importantes, pois representam elementos compostos conectando a história passada com os padrões de distribuição dispostos nos dias atuais (CRAW *et al.* 1999), além de representarem verdadeiros ‘hotspots’ de biodiversidade (GREHAN 1993). Os nós biogeográficos foram: **1** – traços (“c” + “d”); **2** – traços (“d” + “e”); **3** – traços (“g” + “h”); **4** – traços (“n” + “m”); **5** – traços (“l” + “m” + “i”); **6** – traços (“l” + “h” + “j” + “o”); **7** – traços (“o” + “p”); **8** – traços (“p” + “q” + “r”); **9** – traços (“r” + “s”) e **10** – traços (“t” + “s”). Da mesma forma que os traços generalizados, os nós geográficos localizaram-se essencialmente na sub-região Paranaense e suas respectivas províncias, assim como dentro do elemento Atlântico de AMORIM & PIRES (1996).

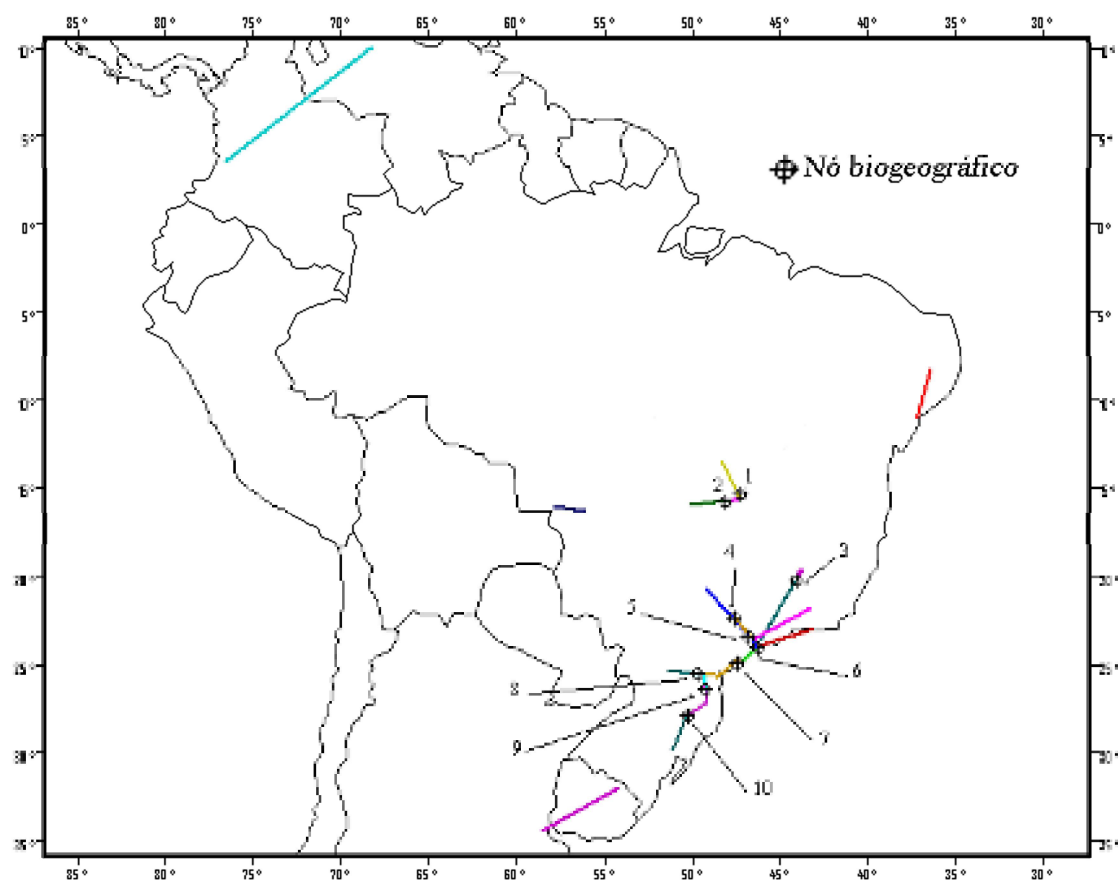


Figura 3 - Nós biogeográficos do gênero *Sepedonea*: **1** – traços (“c” + “d”); **2** – traços (“d” + “e”); **3** – traços (“g” + “h”); **4** – traços (“n” + “m”); **5** – traços (“l” + “m” + “i”); **6** – traços (“l” + “h” + “j” + “o”); **7** – traços (“o” + “p”); **8** – traços (“p” + “q” + “r”); **9** – traços (“r” + “s”) e **10** – traços (“t” + “s”).

5. DISCUSSÃO

A biogeografia é uma ciência que estuda os organismos vivos no tempo e no espaço. Constitui-se também em um modelo espacial para representação da biodiversidade (GREHAN 1993). A pan-biogeografia, por sua vez, é uma metodologia dentro dessa ciência que dá maior enfoque ao estudo do espaço na história da vida. Busca comparar distribuições geográficas de espécies dispondo de critérios biogeográficos específicos para identificar aquelas que exibem as mesmas características espaciais (distribuições homólogas). Neste método o significado de “homologia” está relacionado aos caracteres geográficos objetivando a formulação de hipóteses iniciais (homologia biogeográfica primária) de relacionamentos históricos comuns para os padrões distribucionais encontrados entre os diferentes organismos estudados (CRAW *et al.* 1999).

5.1. Padrão de distribuição das espécies de *Sepedonea*: congruência com a filogenia do gênero e suporte de áreas endêmicas na região Neotropical.

Quanto à sua distribuição, as espécies de *Sepedonea* são endêmicas da região Neotropical (Fig. 1). Em seu padrão distribucional apresentam um alto grau de simpatria. Característica que foi observada pessoalmente durante visita ao campo (Parque Iguaçu, Curitiba, Paraná, Brasil) para espécies apicais na filogenia do gênero, constituintes do clado monofilético: (*S. telson* (*S. incipiens* + *S. trichotypa*)) (Fig. 4).

As espécies, de maneira geral, mostram-se bastante similares quanto aos caracteres morfológicos da forma adulta, de maneira que sua identificação pode ser realizada principalmente por meio de caracteres das genitálias masculina e feminina (FREIDBERG *et al.* 1991). Estudos na família indicam que embora pressões evolutivas com extensão limitada pareçam estar atuando (com base na similaridade dos adultos de espécies diferentes), estas são suficientes para gerar uma surpreendente diversificação no comportamento e hábito alimentar das formas imaturas das diferentes espécies nos diversos gêneros (KNUTSON & VALA 2002). Esta possível pressão seletiva limitada, a qual não se sabe até o momento por qual fator seria influenciada, já que todas as espécies são predadoras de moluscos aquáticos compartilhando o mesmo nicho, pode ter importância na co-existência de diferentes espécies em um mesmo espaço distribucional.

A presença de um maior número de traços generalizados na área delimitada pelos traços “g” – “t” (Fig. 2) ilustra esse caráter simpátrico existente e indica que esta região possivelmente teve importância destacada no processo de diversificação do gênero. Inclusive, esta área se encontra no interior de áreas de endemismo previamente estabelecidas na região, tais como a

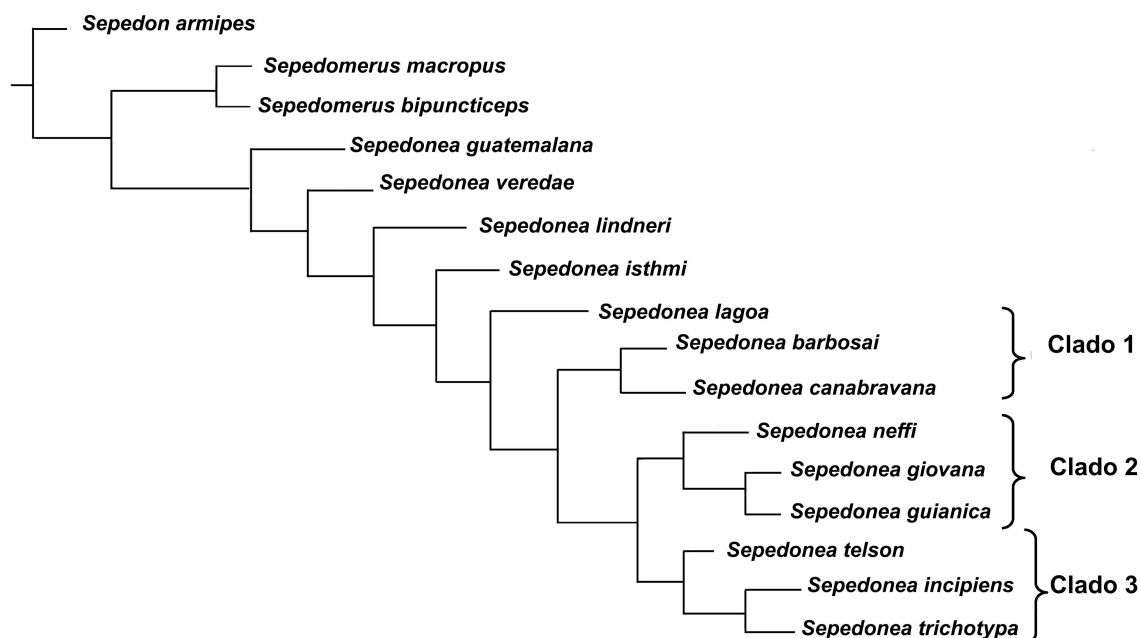


Figura 4 - Hipótese filogenética para *Sepedonea* (modificado de MARINONI & MATHIS 2006).

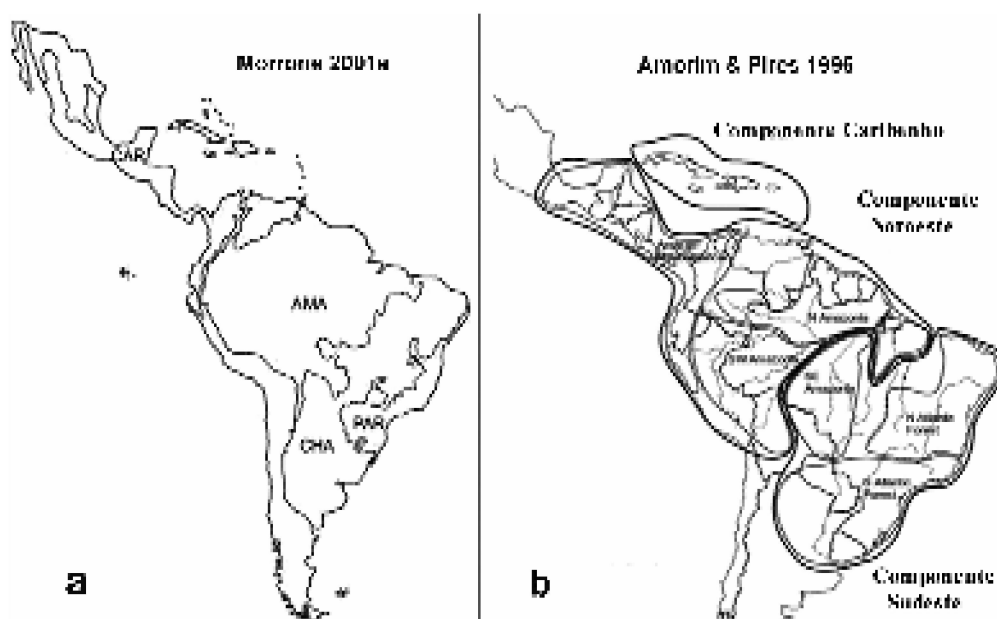


Figura 5 - **a)** Áreas endêmicas na região Neotropical [modificado de MORRONE (2001a)]. Sub-regiões Caribenha (CAR), Amazônica (AMA), Chaquenha (CHA) e Paranaense (PAR). **b)** Áreas endêmicas na região Neotropical [modificado de AMORIM & PIRES (1996)]. Região Neotropical dividida em **componentes Caribenho, Noroeste e Sudeste**. Ilustrações retiradas de NIHEI & CARVALHO (2007).

sub-região Paranaense delimitada por MORRONE (2001a, 2006), além de constituir parte do componente Sudeste definido por AMORIM & PIRES (1996), equivalendo aos elementos constituídos pela floresta Atlântica (para visualização dessas propostas de classificação ver Fig. 5).

Outros trabalhos também têm corroborado essa mesma região como uma área de endemismo, que em alguns casos recebe denominação diferenciada, embora corresponda à mesma região geográfica ligeiramente modificada espacialmente:

- CRACRAFT (1985) estudando aves estabeleceu a área de endemismo da Serra-do-Mar;
- CAMARGO & PEDRO (2003) definiram o componente Atlântico quando estudaram um gênero de Hymenoptera;
- CARVALHO *et al.* (2003) e P. LOWENBERG-NETO & C.J.B. DE CARVALHO (resultados não publicados) encontraram incidência de traços generalizados na mesma área, correspondente às espécies proximamente relacionadas de dois gêneros da família Muscidae (Diptera): *Cyrtoneurina* Giglio-Tos e *Cyrtoneuropsis* Malloch e também para *Bithoracochaeta* Stein, e por fim,
- NIHEI & CARVALHO (2005) encontraram o mesmo padrão para espécies de *Polietina* Schnabl & Dziedzicki.

Os traços generalizados obtidos para *Sepedonea* mostraram ainda congruência com a análise filogenética existente para o gênero (Fig. 6). Fato este que pode ser observado principalmente com relação aos clados dispostos mais apicalmente na filogenia. Dois traços, “l” e “t”, suportaram o relacionamento das três espécies que compõem o clado (*S. telson* (*S. incipiens* + *S. trichotypa*)). Os traços “o” e “u”, por sua vez, compreenderam as espécies irmãs *S. incipiens* e *S. trichotypa*, sendo que o traço “u” apresentou sobreposição no padrão de distribuição exclusivamente dessas duas espécies. Da mesma forma, os traços “c” e “d”, corroboraram o relacionamento das espécies irmãs *S. canabravana* e *S. barbosai*. Ainda, os traços “p”, “r” e “s” confirmaram o relacionamento filogenético aproximado de *S. telson* e *S. trichotypa*.

Assim, traços generalizados definidos pela sobreposição da distribuição geográfica de táxons filogeneticamente relacionados em uma análise, podem ser considerados como indicadores de áreas de endemismo menores para estes táxons, que se situam dentro de componentes bióticos maiores, previamente estabelecidos como padrão (MORRONE 2001b, 2002, 2006). Nesse caso, a homologia biogeográfica encontrada apresenta suporte maior que

aquela estabelecida unicamente por congruência no padrão de distribuição de organismos diversos.

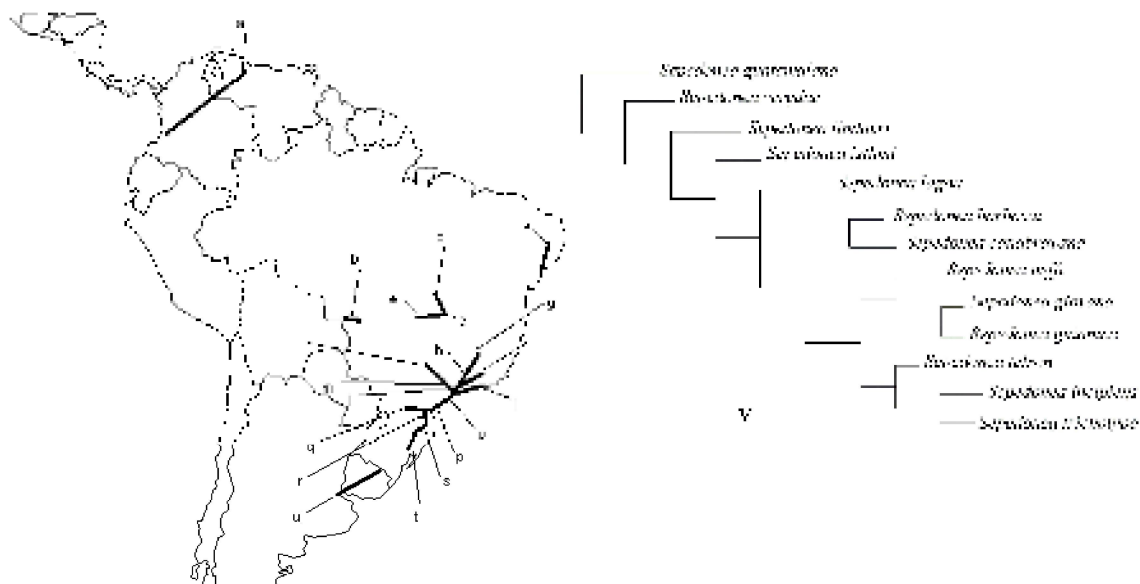


Figura 6 - “a” até “u”: Traços generalizados obtidos para *Sepedonea* e “v”: análise filogenética do gênero (modificado de MARINONI & MATHIS 2006). Traços “l” e “t”: congruência no padrão de distribuição das espécies *S. telson*, *S. incipiens* e *S. trichotoma*; Traços “o” e “u”: congruência no padrão de distribuição das espécies *S. incipiens* e *S. trichotoma*; Traços “c” e “d”: congruência no padrão de distribuição das espécies *S. canabraviana* e *S. barbosai*; Traços “p”, “r” e “s”: congruência no padrão de distribuição das espécies *S. telson* e *S. trichotoma* (ver texto para discussão).

Outro ponto que chama a atenção é o fato de a área contendo os traços “g” a “t” apresentar distribuição sobreposta por praticamente todas as espécies de *Sepedonea*, o que corrobora sua relevância para a história de diversificação do gênero. Esses 13 traços apresentam-se adjacentes formando um traço generalizado contínuo (Fig. 2). Na filogenia do grupo (Fig. 4), da linhagem contendo *S. lindneri* até os ramos do ápice só não são encontradas as espécies *S. neffi* e *S. guianica* nesses traços. A primeira não esteve em nenhum dos traços estabelecidos, pois possui distribuição disjunta com apenas dois pontos de coleta registrados: um na Venezuela e outro no estado do Espírito Santo (Brasil). A segunda possui distribuição restrita ao extremo norte da América do Sul (FREIDBERG *et al.* 1991) (ver APÊNDICE 2 – traço individual *S. neffi* (Fig. h) / traço individual *S. guianica* (Fig. j)).

Com relação às sub-regiões postuladas por MORRONE (2001a, 2006), alguns traços generalizados suportaram as outras sub-regiões além da Paranaense. A sub-região Chaquenha

foi corroborada por cinco traços generalizados: traços “c”, “d” e “e” com representação espacial dentro da província Cerrado; traço “f” equivalente à província denominada Caatinga e traço “u” à província do Pampa. A sub-região Amazônica foi suportada pelo traço “b”, corroborando por sua vez a província do Pantanal. E por fim, a sub-região Caribenha também obteve suporte com um traço generalizado presente no extremo norte da América do Sul, traço “a”, equivalendo às províncias Litoral Venezuelano, Magdalena, Llanos Venezuelanos e Cauca. Com isso, o padrão distribucional de *Sepedonea* mostra-se congruente com a proposta de classificação que divide a região Neotropical em 4 sub-regiões (MORRONE 2006), pela presença de traços generalizados característicos em cada uma delas.

Apenas as sub-regiões Chaquenha e Caribenha apresentaram traços individuais exclusivos. Na Chaquenha, os traços de *S. barbosai* e *S. canabravana* (APÊNDICE 2 – Figs. f e g respectivamente) e na Caribenha, o traço de *S. guatemalana* (APÊNDICE 2 – Fig. a).

Uma informação interessante foi obtida ainda quando se analisou a distribuição da espécie *Sepedonea guatemalana*, que por sua vez apresenta-se como espécie irmã das outras espécies do gênero e possui distribuição restrita à América Central. Esta última é parte integrante da sub-região Caribenha que igualmente tem sido considerada como a mais antiga dentro do Neotrópico (AMORIM & PIRES 1996, RON 2000, MORRONE 2006). Assim conclui-se que uma história comum entre as espécies de *Sepedonea* e a região é possível, corroborando a premissa da teoria pan-biogeográfica de que a Terra e a vida evoluem juntas (CROIZAT 1958, 1964).

Dentro dessa premissa a comparação entre táxons filogeneticamente distantes é metodologicamente possível. Dessa forma organismos diversos que se encontram espaço-temporalmente integrados em uma biota e que possivelmente enfrentaram os mesmos fenômenos históricos e ecológicos em uma mesma área definem homologias biogeográficas. MORRONE (2003) ao realizar uma análise de traços com caranguejos de água doce (Crustacea, Decapoda, Trichodactylidae) que se distribuem exclusivamente na região Neotropical identificou quatro traços generalizados denominados Caribenho, Amazônico, Chaquenho e Paranaense. Estes da mesma forma que em *Sepedonea* coincidiram basicamente com as quatro sub-regiões reconhecidas por MORRONE (2001a, 2006) na região. O mesmo padrão também foi definido para dípteros do gênero *Polietina* Schnabl & Sziedzicki (Muscidae) (NIHEI & CARVALHO 2005). Nesse contexto, fica evidente o bom suporte que essa classificação possui.

5.2. Possíveis eventos envolvidos com a origem e diversificação das espécies de *Sepedonea*

A biogeografia em si, constitui-se de explicações que buscam entender a distribuição das diversas entidades biológicas por meio de interações bióticas ligadas às mudanças climáticas e tectônicas ocorrentes ao longo de centenas de milhões de anos na história da Terra (CRAW *et al.* 1999). Considerando assim, que a diversificação de *Sepedonea* tenha ocorrido na área onde foi observada uma alta confluência de traços generalizados (Fig. 2) pode-se lançar hipóteses sobre a história evolutiva de seus grupos subordinados com base na história da mesma. A região referida situa-se na borda atlântica do continente sul-americano, compreendida entre as áreas sul e sudeste do Brasil. O sistema orográfico de maior destaque na área corresponde às cadeias de montanhas quase paralelas denominadas de Serras do Mar e da Mantiqueira (PETRI & FULFARO 1983).

Analizando o escasso registro fóssil existente para a família Sciomyzidae, observa-se que o mesmo compõe-se basicamente por representantes que datam do Terciário, principalmente do Eoceno/Oligoceno (EVENHUIS 1994). Entretanto, o surgimento da família tem sido hipotetizado para um período anterior a esse, no Cretáceo Inferior (KNUTSON & VALA 2002), assim como a diferenciação em nível de gênero de moluscos de água-doce, organismos intimamente associados a estas moscas (CRAW *et al.* 1999). A existência de um exemplar fóssil encontrado na Espanha, possivelmente de Sciomyzidae, registrado por Whalley & Jarzembowski (1985) (EVENHUIS 1994) que dataria do final do Jurássico/início do Cretáceo, apóia essa data de origem proposta para a família.

Dessa forma, dada a idade indicada para Sciomyzidae, é possível que *Sepedonea* já estivesse presente na região em que atualmente está distribuída, pelo menos desde o Terciário entre os períodos referentes ao Eoceno e Oligoceno. Também o padrão Gondwanico tropical dos gêneros mais apicais na filogenia de Sciomyzidae pertencentes ao grupo *Sepedon* (*Sepedon*, *Sepedonella*, *Sepedoninus*, *Thecomyia*, *Sepedomerus* e *Sepedonea*) reforçam essa hipótese (Fig. 7). Este evento remeteria a existência de *Sepedonea* no continente sul-americano, ou pelo menos do ancestral do gênero, para 98-93 milhões de anos atrás (final do Cretáceo inferior/início do Cretáceo superior), quando a África e a América do Sul tornaram-se completamente separadas, levando aqueles organismos distribuídos anteriormente no paleocontinente a evoluírem independentemente (RIBEIRO 2006). Nesse sentido, gêneros intimamente relacionados, com distribuição disjunta entre as Regiões Afrotropical e Neotropical podem ser observados na figura 7.

Embora esse padrão Gondwanico possa ser inferido devido à distribuição existente para os táxons do grupo *Sepedon*, assim como, pela idade proposta para a família, outros estudos de biogeografia, envolvendo os demais táxons do grupo são ainda necessários para uma melhor

compreensão da história evolutiva do mesmo. A elucidação do padrão biogeográfico existente para o gênero *Sepedon* Latreille, 1804 merece um destaque especial devido à ampla distribuição registrada para o táxon, podendo confundir o padrão.

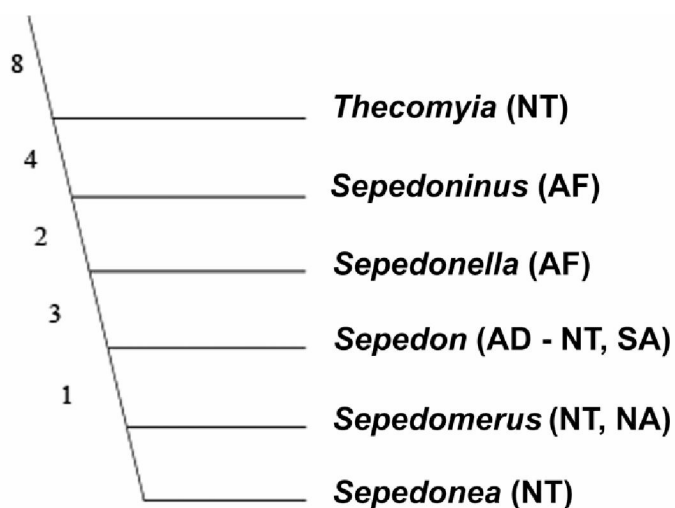


Figura 7 - Ápice da filogenia proposta para os gêneros de Sciomyzidae [modificado de MARINONI & MATHIS (2000)]. Números representam a quantidade de caracteres que suportam cada ramo e abreviaturas ao lado de cada táxon indicam a distribuição encontrada para cada um deles. NT = Neotropical, AF = Afrotropical, NA = Neártica, SA = Subantártica, AD - região = distribuição cosmopolita exceto nas regiões anotadas. Ilustração retirada de KNUTSON & VALA (2002).

Com essa discussão relativa à possível data de origem e diversificação para Sciomyzidae, o estabelecimento da Serra do Mar em sua posição contemporânea e a provável origem da Serra da Mantiqueira parecem coincidir temporalmente com a presença de *Sepedonea* na área em questão. Eventos geológicos que deram origem a estas formações ocorreram durante a Era Cenozóica, mais especificamente durante o Paleogeno e início do Neogeno (PETRI & FÚLFARO 1983). ALMEIDA & CARNEIRO (1998) remetem o surgimento da Serra do Mar ao Paleoceno seguido por recuo até sua posição atual no decorrer de 30 a 40 milhões de anos atrás (final do Eoceno-início do Oligoceno).

A possível congruência temporal somada ao resultado obtido com a análise de traços realizada neste trabalho ilustra a possível importância destas cadeias montanhosas na história biogeográfica do gênero. Como dito anteriormente, estas são as feições orográficas mais destacadas na área em questão. Alguns trabalhos corroboram as Serras do Mar e da Mantiqueira como importantes para o padrão biogeográfico de outros táxons, tal como INGENITO & BUCKUP

(2007) que estudaram peixes dos rios que banham a região onde se encontra a Serra da Mantiqueira e RIBEIRO (2006) que analisou a biogeografia de peixes de água doce da costa leste brasileira. Estes dois trabalhos são particularmente importantes no suporte a esta idéia para *Sepedonea* quando observamos a biologia do gênero. Padrões relativos à fauna de água doce são válidos também para as espécies aqui estudadas que apresentam habitat neste tipo de ambiente pela sua íntima relação com moluscos de água doce.

Corroborando ainda o período sugerido para a diversificação de *Sepedonea*, vale ressaltar que foi também no Terciário que a maioria das famílias de Schizophora parecem ter se diferenciado de acordo com estimativas indicadas no trabalho de WIEGMANN *et al.* (2003).

Contudo, a semelhança morfológica existente entre as diferentes espécies de *Sepedonea* na fase adulta, associada ao complexo padrão de distribuição das mesmas na área de concentração de traços, sugere um processo de diversificação relativamente recente para o grupo, não concordante com a sua diversificação no Terciário. Conclui-se assim, que estudos adicionais envolvendo o estabelecimento de um relógio molecular que indique taxas de evolução e tempo de diversificação mais precisos para a família são ainda necessários.

5.3. Nós biogeográficos e áreas prioritárias à conservação.

Segundo GREHAN (1993) “nós” em um contexto biogeográfico correspondem a pontos importantes de biodiversidade. Por apresentarem elementos bióticos de diferentes origens, destacam-se também como representantes de áreas prioritárias à conservação (MORRONE & CRISCI 1992, CRAW *et al.* 1999, PREVEDELLO & CARVALHO 2006).

Foram identificados 10 nós biogeográficos para o gênero, os quais se concentram na mesma área de confluência dos traços generalizados (Fig. 3). Este resultado corrobora a área como importante no contexto de diversificação de *Sepedonea* e indica esses “pontos” como fragmentos relictos de diferentes biotas ancestrais entrando em contato nos dias atuais (CRISCI *et al.* 2003). Quando suportam filogenias prévias, da mesma forma que os traços generalizados, indicam que os organismos tratados não se relacionam simplesmente ao acaso, mas que compartilham um contexto evolucionário comum no espaço e no tempo (NIHEI & CARVALHO 2005).

A região com maior número de nós encontrada neste trabalho apóia parte de um dos 25 “hot-spots” mundiais, apontado por MYERS *et al.* (2000) como prioritários para conservação. Trata-se do “hot-spot” correspondente à floresta Atlântica Brasileira, demonstrando mais ainda, a importância da área em questão tanto para as espécies de *Sepedonea* quanto para outros organismos não relacionados.

5.4. Análise dos traços biogeográficos individuais

A análise dos traços individuais juntamente com a hipótese de relacionamento filogenético existente para *Sepedonea* (MARINONI & MATHIS 2006) revelou informações não obtidas com a análise dos traços generalizados e nós biogeográficos. Da mesma forma que em NIHEI & CARVALHO (2005) áreas de possíveis eventos vicariantes puderam ser identificadas.

Na figura 8 os traços individuais correspondentes às espécies dos clados 1 (*S. canabravana* + *S. barbosa*), 2 (*S. neffi* (*S. giovana* + *S. guianica*)) e 3 (*S. telson* (*S. trichotypa* + *S. incipiens*)) (Fig. 4) foram conectados uns aos outros. Com essa análise uma possível área de vicariância entre os ancestrais do clado 1 e os ancestrais dos outros dois clados pôde ser observada. A presença dos nós biogeográficos 1 e 2 (Fig. 3) nessa área suportam a sua existência e corroboram a idéia de “nós” como indicadores de áreas de vicariância (NIHEI & CARVALHO 2005).

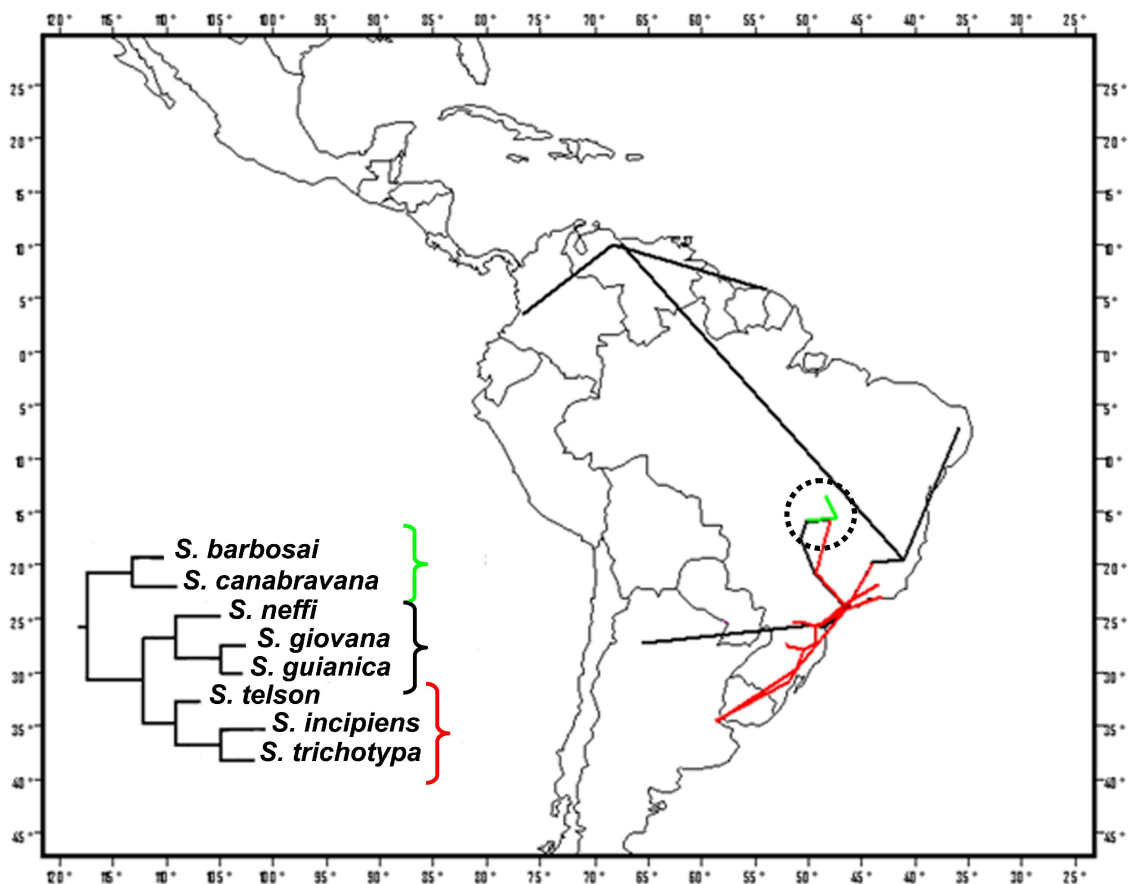


Figura 8 - Clados 1, 2 e 3 e traços individuais de suas respectivas espécies. Traço preto representa a distribuição das espécies do clado 2, traço vermelho a das espécies do clado 3 e traço verde a das espécies do clado 1. Círculo pontilhado indica a possível área de vicariância (ver texto para discussão).

Em geral, um nó biogeográfico formado pelo encontro de diferentes traços pode revelar diversas características de importância biológica. Assim, o mesmo pode indicar diversidade com presença local de espécies endêmicas, afinidades filogenéticas e geográficas diversas entre os organismos que o constituem, limites de distribuição de táxons e ainda a ausência de um táxon amplamente distribuído ou dominante em algum outro lugar. Neste último caso em particular o termo a designá-lo passa a ser “antinó” (CRAW *et al.* 1999, HEADS 2004). É importante ressaltar que a identificação relativa à natureza destes nós faz parte de um contexto bastante complexo (NIHEI & CARVALHO 2005) e não foi mais especificamente enfocada neste trabalho.

Ao analisar os traços individuais correspondentes às espécies do clado 3 e os traços das espécies do clado 2 (Fig. 8) identifica-se uma sobreposição e o encontro desses respectivos traços na região de concentração de traços generalizados e nós. Isto evidencia novamente a importância desta área na diversificação do grupo.

Na figura 9 os traços individuais de *S. guatemalana* (espécie-irmã das restantes espécies do gênero) e *S. lagoa* foram analisados junto com os traços dos clados 1, 2 e 3. Foram identificados também os pontos de incidência deste táxon junto à *S. guatemalana* e os traços individuais estabelecidos para as espécies dos clados 2 e 3 principalmente.

Ao observar esses pontos de incidência entre *S. lagoa* e as demais espécies, concomitantemente à filogenia estabelecida para o gênero, pode-se notar a provável importância do ancestral de *S. lagoa* e espécies dos clados 1, 2 e 3 para diversificação do gênero. A ampla distribuição de *S. lagoa* é evidente, chegando a ocorrer em grande parte da área de abrangência existente para o gênero e desta forma estabelecendo uma continuidade de distribuição entre *S. guatemalana* (restrita à América Central) e as espécies mais apicais distribuídas na América do Sul. Nesse caso, estes pontos de incidência também podem ser identificados como áreas de vicariância entre essas espécies, embora nós biogeográficos resultantes do encontro de traços generalizados não tenham sido encontrados nas áreas ao extremo norte da América do Sul e Central.

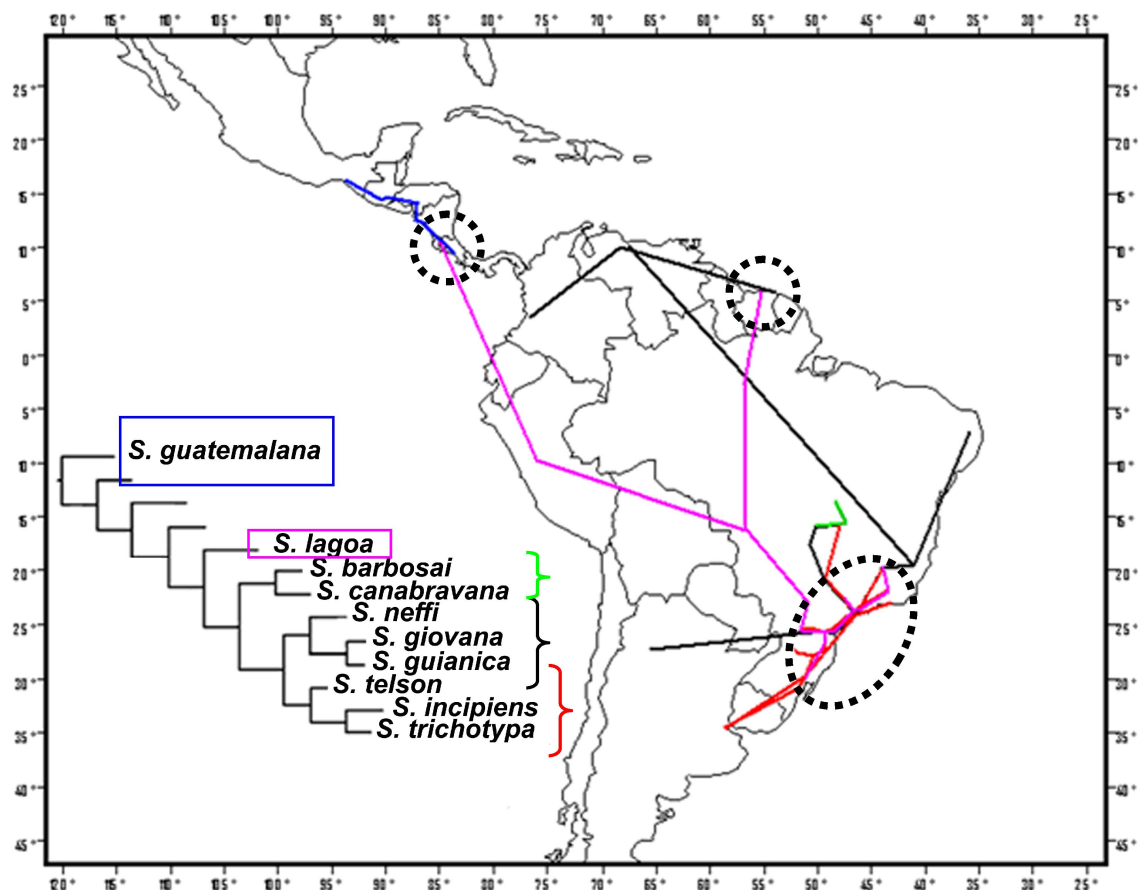


Figura 9 - Filogenia de *Sepedonea* (modificado de MARINONI & MATHIS 2006) e traços individuais de *S. guatemalana*, *S. lagoa* e espécies dos clados 1, 2 e 3 (Fig. 4). Traço azul corresponde à distribuição de *S. guatemalana*, traço rosa à de *S. lagoa*, traços vermelho, preto e verde à dos clados 3, 2 e 1 respectivamente. Círculos pontilhados representam possíveis áreas de vicariância (ver texto para discussão).

O clado compreendendo as espécies (*S. neffi* (*S. giovana* + *S. guianica*)) (Fig. 4) não foi suportado quando analisados os traços generalizados e os nós biogeográficos. Porém, quando observada a distribuição destas três espécies pela metodologia de mínima distância percebemos a indicação de relacionamento filogenético comum com uma hipótese diferente de origem. A distribuição geográfica de *S. giovana*, que vai do Nordeste do Brasil até o norte da Argentina, interliga-se com a de *S. guianica*, que ocorre no extremo norte da América do Sul, pelo traço individual da espécie mais basal neste clado, *S. neffi*. Essa se estende do sudeste brasileiro até a Venezuela, norte da América do Sul. Quando os pontos de encontro entre os traços individuais dessas espécies são analisados há a indicação de que a formação do clado possa ter ocorrido a partir de um processo de alopatria microvicariante (BROOKS & MCLENNAN 1991) (Fig. 10). Nesse caso, seria esperado porém, que seu relacionamento fosse

caracterizado por uma politomia (*S. neffi* + *S. giovana* + *S. guianica*) com a permanência do provável ancestral, no caso *S. neffi*.

MARINONI & MATHIS (2006) já haviam chamado a atenção para o fato do relacionamento (*S. giovana* + *S. guianica*) estar sustentado por homoplasias, ou de acordo com esses autores, fracamente suportado havendo a necessidade de um estudo mais detalhado dos caracteres que unem esses táxons e definem seus relacionamentos. No entanto, isso não procede se o fenômeno de microvicariância for considerado, já que de fato sinapomorfias não serão encontradas entre as duas espécies por se tratar na realidade de um relacionamento politômico envolvendo um terceiro táxon, *S. neffi*.

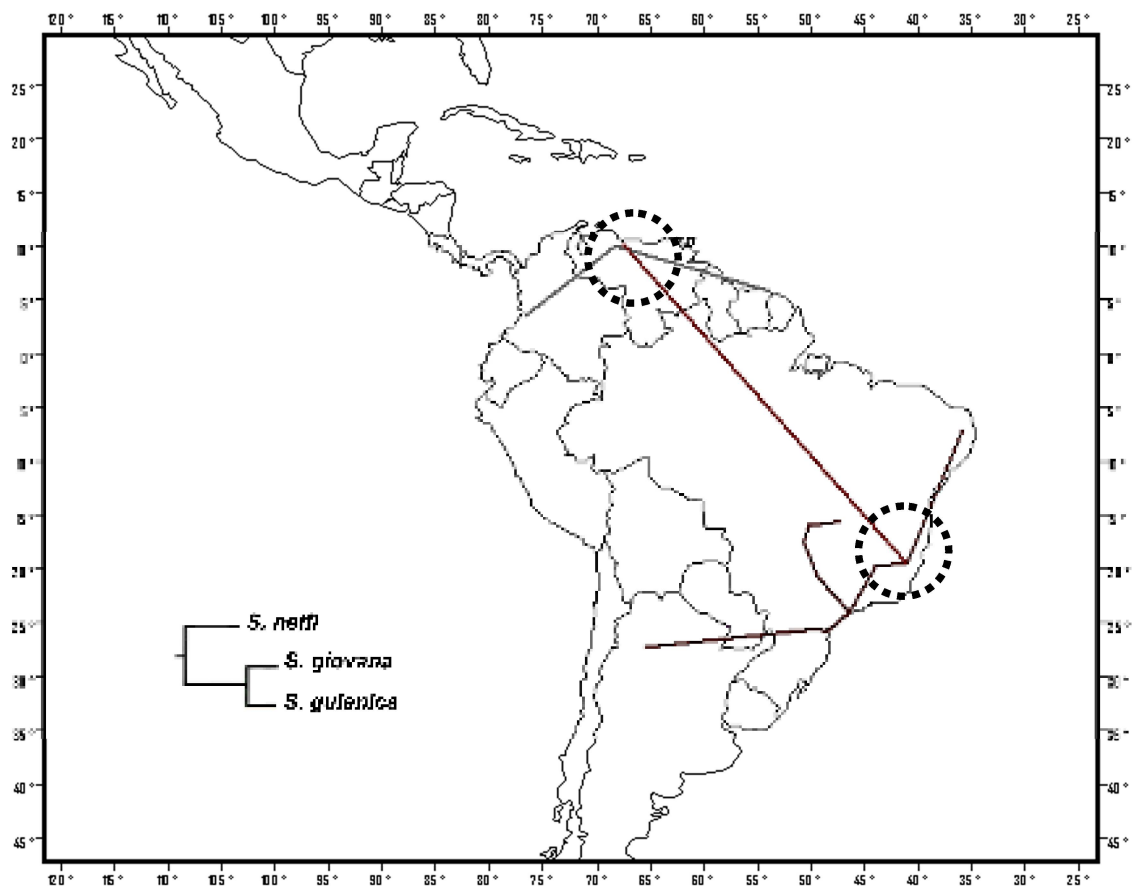


Figura 10 - Clado 2 da filogenia de *Sepedonea* (Fig. 4) e traços individuais compostos pelas suas espécies. Círculos pontilhados representam possíveis áreas vicariantes para este clado (ver texto para discussão).

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O estudo realizado analisou o padrão distribucional das 13 espécies de *Sepedonea* Steyskal, 1973, por meio de análise de traços, com o intuito de identificar e propor áreas representantes de homologias primárias na região Neotropical. Com o relacionamento filogenético existente para as espécies desse gênero (MARINONI & MATHIS 2006) foi possível buscar um maior suporte para essas homologias biogeográficas iniciais.

De acordo com a análise realizada, a área delimitada pelos traços generalizados “g” a “t”, mostrou-se como área endêmica de importância destacada para a história evolutiva das espécies de *Sepedonea*. Interessantemente a mesma suportou áreas de endemismos anteriormente estabelecidas utilizando padrão de distribuição de táxons diversos.

De uma forma geral, os traços generalizados obtidos foram congruentes com a filogenia existente para o gênero, mais especificamente com relação ao clado apical formado pelas espécies *S. telson*, *S. trichotypa* e *S. incipiens*, além de mostrarem um bom suporte à classificação proposta por MORRONE (2006).

Com este estudo foi possível concluir também que as Serras do Mar e da Mantiqueira, formações montanhosas de maior destaque na área de diversificação proposta para *Sepedonea*, devem ter sido relevantes para determinação do padrão biogeográfico atualmente encontrado para as espécies do gênero. A coincidência temporal existente entre a idade de diversificação proposta para essas espécies e o período registrado para a formação dessas cadeias de montanhas (Terciário) dá suporte a essa hipótese.

A análise dos nós biogeográficos, por sua vez, corroborou a área de diversificação definida para *Sepedonea* através dos traços generalizados assim como um dos “hots-pots” mundiais prioritários à conservação, a floresta Atlântica.

E por fim, as informações obtidas quando analisados os traços individuais no lugar dos traços generalizados e nós biogeográficos merecem destaque. Com essa análise em adição à filogenia do grupo foi possível identificar possíveis áreas de vicariância entre as espécies investigadas. Dessa forma foi também evidenciada a provável importância do ancestral de *S. lagoa* e espécies dos clados 1, 2 e 3 para a diversificação do gênero assim como a possível formação do clado (*S. neffi* (*S. guianca* + *S. giovana*)) através do processo de alopatria microvicariante.

Enfim este trabalho enfocou exclusivamente a metodologia pan-biogeográfica dentro da biogeografia histórica, entretanto seus resultados foram discutidos à luz da hipótese filogenética previamente estabelecida para o gênero. NIHEI & CARVALHO (2005) enfatizaram

a importância desse tipo de reconciliação em um estudo biogeográfico visto que traços generalizados da mesma forma que nós biogeográficos são historicamente mais importantes quando constituídos pela distribuição de espécies proximamente relacionadas, que por sua vez, sabidamente compartilham uma história comum na Terra.

No entanto, é esperado que mais estudos de biogeografia envolvendo outros táxons, inclusive outros grupos dentro da família Sciomyzidae, devam ainda ser realizados, como já comentado, para que os resultados aqui encontrados possam ser corroborados por outros padrões, além daqueles já citados no decorrer da discussão. Essa proposição parte da idéia de que fatores históricos mais gerais tenham função destacada na determinação dos padrões atuais de distribuição dos organismos na região Neotropical, assim como nas demais regiões biogeográficas do planeta.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABERCROMBIE, J. 1970. Natural history of snail-killing flies of South América (Diptera: Sciomyzidae: Tetanocerini). **Unpublished Ph. D. thesis**. Cornell University, 344 p.
- ALMEIDA, F.F.M. & C.D.R. CARNEIRO. 1998. Origem e evolução da Serra do Mar. **Revista Brasileira de Geociências** 28 (2): 135-150.
- AMORIM, D.S. & M.R.S. PIRES. 1996. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation, p. 183-219. *In*: C.E.M. BICUDO & N.A. MENEZES (Eds.). **Biodiversity in Brazil, a first approach**. CNPq, São Paulo.
- BARKER, G.M.; L.V. KNUTSON; J-C. VALA; J.B. COUPLAND & J.K. BARNES. 2004. Overview of the biology of marsh flies (Diptera: Sciomyzidae), with special reference to predators and parasitoids of terrestrial gastropods, p. 159-225. *In*: G.M. BARKER (Ed.). **Natural Enemies of Terrestrial Molluscs**. CABI Publishing, CAB International, Oxfordshire, UK.
- BORTOLANZA, M.; C.J.B. CARVALHO & A.P.C. LARA. 2006. A new species of *Coenosopsia* Malloch (Diptera, Anthomyiidae) from southern Brazil and a reappraisal of the cladistic relationships of the genus. **Zootaxa** 1242: 37-52.
- BROOKS, D.R. & D.A. MCLENNAN. 1991. **Phylogeny, Ecology and Behavior**. Chicago, The University of Chicago Press, 434 p.
- BROOKS, D.R.; R.L. MAYDEN & D.A. MCLENNAN. 1992. Phylogeny and biodiversity: conserving our evolutionary legacy. **Trends in Ecology and Evolution** 7: 55-59.
- CAMARGO, J.M.F. & S.R.M. PEDRO. 2003. Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae) – bionomia e biogeografia. **Revista Brasileira de Entomologia** 47: 311-372.
- CARVALHO, C.J.B. 1999. Revision, cladistics and biogeography of the Neotropical genus *Souzalopesmyia* Albuquerque (Diptera: Muscidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 101: 123-137.
- CARVALHO, C.J.B. 2004. Ferramentas atuais da biogeografia histórica para utilização em conservação, p. 92-103. *In*: M.S. Milano, L.Y Takahashi & M. de L. Nunes (org.). **Unidades de Conservação: atualidades e tendências 2004**. Curitiba, Fundação O Boticário de Proteção da Natureza.
- CARVALHO, C.J.B. & M.S. COURI. 2002. Cladistic and biogeography analysis of *Apsil* Malloch and *Reynoldsia* Malloch (Diptera: Muscidae) of Southern South America. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 104: 309-317.

- CARVALHO, C.J.B. & A.C. PONT. 2006. Taxonomy, cladistics and biogeography of the South American genus *Brachygasterina* Macquart (Diptera: Muscidae). **Zootaxa** 1151: 1-26.
- CARVALHO, C.J.B.; M. BORTOLANZA; M.C. CARDOSO DA SILVA & E.D.G. SOARES. 2003. Distributional patterns of the Neotropical Muscidae (Diptera), p. 263-274. *In*: J.J. MORRONE & J. LLORENTE (Eds.). **Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía**.
- EVENHUIS, N.L. 1994. *Catalogue of the fossil flies of the world (Insecta: Diptera)*. Available from: <http://hbs.bishopmuseum.org/fossilcat/> (accessed 15 Oct 2007).
- CRACRAFT, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism, p. 49-84. *In*: P.A. BUCKLEY; M.S. FOSTER; E.S. MORTON; R.S. RIDGELY & F.G. BUCKLEY (Eds.). **Neotropical ornithology**. Ornithological Monographs 36. The American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- CRAW, R.C. 1988. Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. **Systematic Zoology** 37 (3): 291-310.
- CRAW, R.C.; J.R. GREHAN & M.J. HEADS. 1999. **Panbiogeography: tracking the history of life**. Oxford University Press, New York.
- CRISCI, J.V.; L. KATINAS & P. POSADAS. 2003. **Historical biogeography: an introduction**. Harvard University Press, New York.
- CROIZAT, L. 1958. **Panbiogeography**. Published by the author, Caracas, Venezuela.
- CROIZAT, L. 1964. **Space, time, form: the biological synthesis**. Published by the author, Caracas, Venezuela.
- CROIZAT, L. 1976. **Biogeografía Analítica y sintética ("Panbiogeography") de las Américas**. Boletim de la academia de Ciências Físicas, Matemáticas y Naturales, 35: 1-890.
- DARWIN, C. 1859. [1911] **On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life**. Jonh Murray, London.
- FREIDBERG, A.; L. KNUTSON & J. ABERCROMBIE. 1991. A revision of *Sepedonea*, a Neotropical genus of Snail-killing flies (Diptera: Sciomyzidae). **Smithsonian Contributions to Zoology** 506: 1-48.
- GREHAN, J.R. 1988. Biogeographic homology: ratites and the southern beeches. **Rivista di Biologia-Biology Forum** 81: 577-587.

- GREHAN, J.R. 1993. Conservation biogeography and the biodiversity crisis: a global problem in space/time. **Biodiversity letters** 1: 134-140.
- HAROLD, A.S. & R.D. MOOI. 1994. Areas of endemism: definition and recognition criteria. **Systematic Biology** 43: 261-266.
- HEADS, M.J. 2004. What is a node? **Journal of Biogeography** 31: 1883-1891.
- HENDEL, F. 1932. Die Ausbeute der deutschen Chaco-Expedition 1925/26. – Diptera. XXX. – XXXVI. Sciomyzidae, Lauxaniidae, Tanypezidae, Lonchaeidae, Tylidae, Drosophilidae, Milichiidae. **Konowia** 11: 98-145.
- INGENITO, L.F.S. & P.A. BUCKUP. 2007. The Serra da Mantiqueira, south-eastern Brazil, as a biogeographical barrier for fishes. **Journal of Biogeography** 34 (7): 1173-1182.
- KNUTSON, L. & A. BREDT. 1976. Two new Species of Snail-Killing flies from West-central Brazil (Diptera: Sciomyzidae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 30: 113-118.
- KNUTSON, L.V. & J-C. VALA. 2002. An evolutionary scenario of Sciomyzidae and Phaeomyiidae (Diptera). **Annales de la Société Entomologique de France** 38: 145-162.
- LATREILLE, P.A. 1804. Tableau Méthodique des Insectes. *In*: Société de Naturalistes et d'Agriculteurs. **Appliquée aux Arts, Principalement à l'Agriculture et à l'Economie Rurale et Domestique**. pp. 129-200.
- MARINONI, L. & W.N. MATHIS. 2000. Cladistic analysis of Sciomyzidae Fallén, 1820 (Diptera). **Proceedings of the Biological Society of Washington** 113 (1): 162-209.
- MARINONI, L. & W.N. MATHIS 2006. A cladistic analysis of the Neotropical genus *Sepedonea* Steyskal (Diptera: Sciomyzidae). **Zootaxa** 1236: 37-52.
- MORRONE, J.J. 2001a. Biogeografía de América Latina y el Caribe. **M & T – Manuales & Tesis SEA**. vol. 3, 148p. Zaragoza.
- MORRONE, J.J. 2001b. Homology, biogeography and areas of endemism. **Diversity and distributions** 7: 297-300.
- MORRONE, J.J. 2002. Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. **Journal of Biogeography** 29: 149-152.
- MORRONE, J.J. 2003. Homología biogeográfica primaria de la familia Trichodactylidae (Crustacea: Decapoda), p. 241-245. *In*: J.J. MORRONE & J. LLORENTE (Eds.). **Una perspectiva latinoamericana de la Biogeografía**.
- MORRONE, J.J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. **Revista Brasileira de Entomologia** 48 (2): 149-162.

- MORRONE, J.J. 2005. Cladistic biogeography: identity and place. **Journal of Biogeography** 32: 1281-1286.
- MORRONE, J.J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on Panbiogeographic and Cladistic analysis of the entomofauna. **Annual Review of Entomology** 51: 467-494.
- MORRONE, J.J. & J.V. CRISCI. 1992. Aplicación de metodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica. **Evolución Biológica** 6: 53-66.
- MORRONE, J.J. & J.V. CRISCI. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. **Annual Review of Ecology and Systematics** 26: 373-401.
- MYERS, N.; R.A. MITTERMEIER; C.G. MITTERMEIER; G.A.B. FONSECA & J. KENT. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** 403: 853-858.
- NIHEI, S.S. & C.J.B. CARVALHO. 2005. Distributional patterns of the Neotropical fly genus *Polietina* Schnabl & Sziedzicki (Diptera, Muscidae): a phylogeny-supported analysis using panbiogeographic tools. **Papéis Avulsos de Zoologia** 45: 313-326.
- NIHEI, S.S. & C.J.B. CARVALHO. 2007. Systematics and biogeography of *Polietina* Schnabl & Dzedzicki (Diptera, Muscidae): Neotropical area relationships and Amazonia as a composite area. **Systematic Entomology** 32(3): 477-501.
- PERTY, M. 1830-1833. Insecta Brasiliensa, p. 1-224, pls. 1-40. *In*: M. PERTY. Delectus Animalium Articulorum quae in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII – MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae regis augustissimi peracto collegerunt Dr. J. B. De Sphix et Dr. C. F. Ph. de Martius. Munich. Página: 189.
- PETRI, S. & V.J. FÚLFARO. 1983. **Geologia do Brasil (Fanerozóico)**. São Paulo, T.A. Queiroz Editor & Editora da Universidade de São Paulo.
- POSADAS, P.; J.V. CRISCI & L. KATINAS. 2006. Historical biogeography: A review of its basic concepts and critical issues. **Journal of Arid Environments** 66: 389-403.
- PREVEDELLO, J.A. & C.J.B. CARVALHO. 2006. Conservação do Cerrado brasileiro: o método panbiogeográfico como ferramenta para a seleção de áreas prioritárias. **Natureza & Conservação** 4 (1): 39-57.
- RIBEIRO, A.C. 2006. Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil: an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. **Neotropical Ichthyology** 4 (2): 225-246.

- RON, S.R. 2000. Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. **Biological Journal of the Linnean Society** 71: 379-402.
- STEYSKAL, G.C. 1951. The genus *Sepedon* Latreille in the Americas (Diptera: Sciomyzidae). **Wasmann Journal of Biology** 8: 271-297.
- STEYSKAL, G.C. 1973. A new classification of the *Sepedon* Group of the family Sciomyzidae (Diptera) with two new genera. **Entomological News** 84: 143-146.
- VERBEKE, J. 1950. Sciomyzidae (Diptera Cyclorrhapha). Exploration du Parc National Albert, Mission G.F. de Witte (1933–1935), Inst. des Parcs Nationaux du Congo Belge, Brussels, 66: 1–97.
- WIEGMANN, B.M.; D.K. YEATES; J.L. THORNE & H. KISHINO. 2003. Time flies, a new molecular time-scale for Brachyceran fly Evolution without a clock. **Systematic Biology** 52: 745-756.
- WALLACE, A.R. 1876. **The geographical distribution of animals.** Macmillan and Co., London.

APÊNDICE 1

Tabela II – Banco de dados utilizado para gerar os mapas de distribuição.

gênero	espécie	país	estado	localidade	informações adicionais	longitude	latitude
<i>Sepedonea</i>	<i>barbosai</i>	Brasil	Goiás	Cana Brava	160 km NE Brasília	-48.36	-13.50
<i>Sepedonea</i>	<i>barbosai</i>	Brasil	Goiás	Cana Brava	160 km NE Brasília	-48.36	-13.50
<i>Sepedonea</i>	<i>barbosai</i>	Brasil	Goiás	Cana Brava	160 km NE Brasília	-48.36	-13.50
<i>Sepedonea</i>	<i>barbosai</i>	Brasil	Goiás	Brasília	Lagoa Paranoá	-47.93	-15.78
<i>Sepedonea</i>	<i>barbosai</i>	Brasil	Goiás	Formosa	Lagoa do Piripiri	-47.33	-15.54
<i>Sepedonea</i>	<i>barbosai</i>	Brasil	Goiás	Formosa	Lagoa do golfe	-47.33	-15.54
<i>Sepedonea</i>	<i>canabravana</i>	Brasil	Goiás	Cana Brava	W Rio Cana Brava 160 km NE Brasília	-48.36	-13.50
<i>Sepedonea</i>	<i>canabravana</i>	Brasil	Goiás	Rio Preto		-50.14	-15.93
<i>Sepedonea</i>	<i>canabravana</i>	Brasil	Goiás	Formosa	Lagoa das Pedras	-47.33	-15.54
<i>Sepedonea</i>	<i>guatemalana</i>	Guatemala		Los Amates		-89.73	14.72
<i>Sepedonea</i>	<i>guatemalana</i>	Honduras	Francisco Morazán	Zamorano	near Tegucigalpa	-87.03	14.02
<i>Sepedonea</i>	<i>guatemalana</i>	Honduras	Francisco Morazán	Zamorano	near Tegucigalpa	-87.03	14.02
<i>Sepedonea</i>	<i>guatemalana</i>	México	Chiapas	Las Cruces		-93.80	16.28
<i>Sepedonea</i>	<i>guatemalana</i>	México	Chiapas	Las Cruces		-93.80	16.28
<i>Sepedonea</i>	<i>guatemalana</i>	Nicarágua		Managua		-86.27	12.15
<i>Sepedonea</i>	<i>guatemalana</i>	Nicarágua		Chinandega		-87.15	12.62
<i>Sepedonea</i>	<i>guatemalana</i>	Guatemala	Santa Rosa	Santa Rosa	2,1 km E Barbarena	-90.36	14.31
<i>Sepedonea</i>	<i>guatemalana</i>	Guatemala	Santa Rosa	Santa Rosa	2,1 km E Barbarena	-90.36	14.31
<i>Sepedonea</i>	<i>guatemalana</i>	Costa Rica	San José	San Antonio-Desamparados		-83.55	9.20
<i>Sepedonea</i>	<i>guatemalana</i>	Costa Rica	San José	San Antonio-Desamparados		-83.55	9.20
<i>Sepedonea</i>	<i>guianica</i>	Guiana/Suriname		Maroni River	Island Maroni	-53.97	5.75
<i>Sepedonea</i>	<i>guianica</i>	Colômbia	Valle del Cauca	Cali	20 km Univ.	-76.55	3.42
<i>Sepedonea</i>	<i>guianica</i>	Colômbia	Valle del Cauca	Cali	20 km Univ.	-76.55	3.42
<i>Sepedonea</i>	<i>guianica</i>	Colômbia	Valle del Cauca	Cali	6,5 km SE Cali	-76.55	3.42
<i>Sepedonea</i>	<i>guianica</i>	Colômbia	Valle del Cauca	Cali	6,5 km SE Cali	-76.55	3.42
<i>Sepedonea</i>	<i>guianica</i>	Colômbia	Valle del Cauca	Cali	5 km SE Cali, near Navarro	-76.55	3.42
<i>Sepedonea</i>	<i>guianica</i>	Venezuela	Cojedes	L. Taguanes	near Tinaquillo	-68.24	9.96
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	Minas Gerais	Lagoa Santa		-43.88	-19.63

<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	Minas Gerais	Lagoa Santa		-43.88	-19.63
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	Minas Gerais	Lagoa Santa	17 km N Belo Horizonte	-43.93	-19.76
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	Minas Gerais	Belo Horizonte	Jockey club	-43.93	-19.92
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	Minas Gerais	Belo Horizonte	Jockey club	-43.93	-19.92
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	Minas Gerais	Serra Verde	30 km E Belo Horizonte	-43.93	-19.92
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	Paraná	Praia de Leste		-48.47	-25.69
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	Paraná	Praia de Leste		-48.47	-25.69
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	Paraná	Rio Várzea	61 km S Curitiba	-49.25	-25.42
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	São Paulo	São Vicente	Parque Bitaru	-46.40	-23.96
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	São Paulo	São Vicente	Parque Bitaru	-46.40	-23.96
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	São Paulo	Rio Claro		-50.69	-17.61
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	São Paulo	São José do Rio Preto		-49.38	-20.82
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	Goiás	Rio Preto	70 km NE de Brasília	-50.14	-15.93
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	Espirito Santo	Baixo Guandu		-41.02	-19.52
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	Paraíba	Campina Grande		-35.88	-7.23
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	Brasília	Núcleo Bandeirantes		-47.93	-15.78
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	Minas Gerais	Hipódromo Serra Verde	Santa Luzia	-43.85	-19.77
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	Goiás	Formosa	Lagoa das Pedras	-47.33	-15.54
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Brasil	Goiás	Rio Preto		-50.14	-15.93
<i>Sepedonea</i>	<i>giovana</i>	Argentina	Tucumán	Monteros		-65.50	-27.17
<i>Sepedonea</i>	<i>incipiens</i>	Argentina	Buenos Aires	Buenos Aires		-58.67	-34.59
<i>Sepedonea</i>	<i>incipiens</i>	Argentina	Buenos Aires	28 km SW Buenos Aires		-58.67	-34.59
<i>Sepedonea</i>	<i>incipiens</i>	Brasil	Guanabara	Instituto Oswaldo Cruz		-43.20	-22.90
<i>Sepedonea</i>	<i>incipiens</i>	Brasil	Guanabara	Instituto Oswaldo Cruz		-43.20	-22.90
<i>Sepedonea</i>	<i>incipiens</i>	Brasil	Guanabara	Instituto Oswaldo Cruz		-43.20	-22.90
<i>Sepedonea</i>	<i>incipiens</i>	Brasil	São Paulo	São Paulo	Instituto de Botânica	-46.64	-23.55
<i>Sepedonea</i>	<i>incipiens</i>	Brasil	São Paulo	São Paulo	Instituto de Botânica Serv. Agric.	-46.64	-23.55
<i>Sepedonea</i>	<i>incipiens</i>	Brasil	São Paulo	São Paulo	Parque D. Pedro II	-46.64	-23.55
<i>Sepedonea</i>	<i>incipiens</i>	Brasil	São Paulo	São Paulo		-46.64	-23.55
<i>Sepedonea</i>	<i>incipiens</i>	Brasil	São Paulo	São Vicente		-46.40	-23.96
<i>Sepedonea</i>	<i>incipiens</i>	Brasil	Rio Grande do Sul	São Leopoldo		-51.15	-29.76
<i>Sepedonea</i>	<i>ishmi</i>	Panamá	Corazal	Canal Zone		-82.33	8.67
<i>Sepedonea</i>	<i>ishmi</i>	Panamá	Corazal	Canal Zone		-82.33	8.67
<i>Sepedonea</i>	<i>ishmi</i>	Panamá	Juan Mina	Canal Zone		-79.65	9.17

<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Panamá			32 milhas ENE Balboa	La Jagua Hunt Club	-79.57	8.95
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Trinidad e Tobago			Curepe	near Port-of-Spain	-61.40	10.63
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Trinidad e Tobago			Curepe	near Port-of-Spain	-61.40	10.63
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Venezuela		Aragua	Cata	W Maracay	-67.73	10.46
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Venezuela		Aragua	Cata	W Maracay	-67.73	10.46
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Venezuela		Aragua	Ocumare	28 km NW Maracay	-67.60	10.25
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Venezuela		Carabobo	Valencia		-68.01	10.18
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Venezuela		Carabobo	Embalse de Guataparo	W Valencia	-68.06	10.18
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Venezuela		Carabobo	Valle Seco		-64.52	10.23
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Venezuela		Cojedes	L. Taguanes	near Tinaquillo	-68.24	9.96
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Colômbia		Valle del Cauca	Cali	20 km SE of Univ	-76.52	3.44
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Colômbia		Valle del Cauca	Cali	20 km SE of Univ	-76.52	3.44
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Colômbia		Valle del Cauca	Cali		-76.52	3.44
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Colômbia		Valle del Cauca	Cali		-76.52	3.44
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Colômbia		Valle del Cauca	5 km SE Cali	near Navarro	-76.50	3.39
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Colômbia		Valle del Cauca	6.5 km SE Cali	near Navarro	-76.50	3.39
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Colômbia		Valle del Cauca	6.5 km SE Cali	near Navarro	-76.50	3.39
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Brasil		Amazonas	Paraná da Cigana	Parintins	-56.73	-2.63
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Brasil		Amazonas	Paraná da Cigana	Parintins	-56.73	-2.63
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Brasil		Goiás	Rio Preto	70 km NE de Brasília	-50.14	-15.93
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Brasil		Guanabara	Instituto Oswaldo Cruz		-43.20	-22.90
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Brasil		São Paulo	São Vicente	Parque Bitaru	-46.40	-23.96
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Bolívia		Beni	Rurrenabaque		-67.57	-14.47
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Brasil		Pará	Breves		-50.48	-1.68
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Brasil		Espirito Santo	Itaguaçu		-40.86	-19.80
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Venezuela		Cojedes	La Piedrita		-68.92	9.62
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Trinidad e Tobago			9 km W Port-of-Spain	Princess Margaret Highway	-61.52	10.65
<i>Sepedonea</i>	<i>isthmi</i>	Trinidad e Tobago			9 km W Port-of-Spain	Princess Margaret Highway	-61.52	10.65
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil		Minas Gerais	Lagoa Santa		-43.88	-19.63
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil		Rio Grande do Sul	São Leopoldo		-51.15	-29.76
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil		Santa Catarina	Corupa	4 km E Corupa	-49.24	-26.42
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil		Santa Catarina	Corupa	5 km E Corupa	-49.24	-26.42
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil		Paraná	Praia de Leste		-48.47	-25.69
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil		Paraná	Praia de Leste		-48.47	-25.69

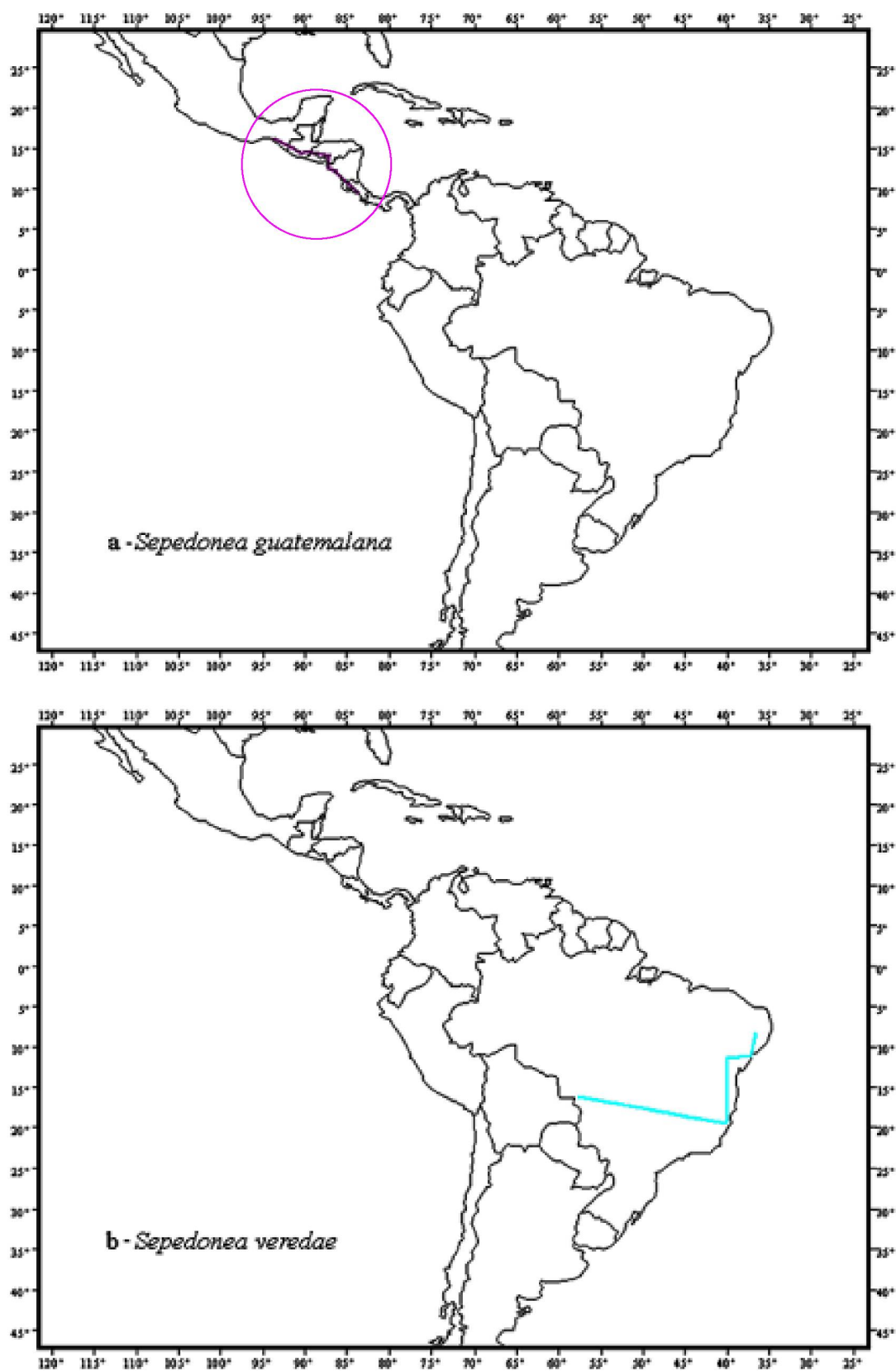
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	Paraná	Araucária	Rio Iguaçu	-49.41	-25.59
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	Paraná	S Laranjeiras	Rio Iguaçu	-50.87	-22.67
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	Paraná	S Laranjeiras	Rio Iguaçu	-50.87	-22.67
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	Paraná	Sapitandura	near Morretes	-48.83	-25.47
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	Paraná	6 km S Morretes		-48.83	-25.47
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	Paraná	6 km S Morretes		-48.83	-25.47
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	Paraná	rio Coutinho	19 km W Guarapuava	-51.46	-25.39
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	Paraná	rio Coutinho	19 km W Guarapuava	-51.46	-25.39
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	Minas Gerais	Serra Verde	30 km E Belo Horizonte	-43.93	-19.92
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	Minas Gerais	Lagoa Santa	35 km N Belo Horizonte	-43.93	-19.92
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	Minas Gerais	17 km N Belo Horizonte		-43.93	-19.92
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	Minas Gerais	Belo Horizonte		-43.93	-19.92
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	Minas Gerais	Belo Horizonte		-43.93	-19.92
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	Minas Gerais	Juiz de Fora		-43.35	-21.76
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	Mato Grosso	Poconé	Rodovia Transpantaneira km 17	-56.63	-16.26
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	São Paulo	São Paulo	Inst. Bot. Secr. Agric.	-46.64	-23.55
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	São Paulo	São Paulo	Inst. Bot. Secr. Agric.	-46.64	-23.55
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	São Paulo	Rio Claro		-47.56	-22.41
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	São Paulo	Rio Claro		-47.56	-22.41
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	São Paulo	Mogi das Cruzes		-46.18	-23.52
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	Amazonas	Paraná da Cigana	Parintins	-56.73	-2.63
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Suriname	Suriname	Paramaribo		-55.16	5.833
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Peru	Huanuco	1 km S Tingo Maria		-76.03	-9.71
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Costa Rica	San José	Farm la Caja		-84.90	10.45
<i>Sepedonea</i>	<i>lagoa</i>	Brasil	Minas Gerais	Hipódromo serra dourada	Belo Horizonte	-43.93	-19.92
<i>Sepedonea</i>	<i>lindneri</i>	Argentina	Chaco	San Jose		-63.37	-25.63
<i>Sepedonea</i>	<i>lindneri</i>	Argentina	Tapikiole	Tapikiole		-59.32	-25.02
<i>Sepedonea</i>	<i>lindneri</i>	Paraguai	Trinidad bei Asuncion	Trinidad bei Asuncion		-57.63	-25.25
<i>Sepedonea</i>	<i>lindneri</i>	Argentina	Buenos Aires	Buenos Aires		-58.67	-34.59
<i>Sepedonea</i>	<i>lindneri</i>	Argentina	Buenos Aires	28 km SW Buenos Aires		-58.67	-34.59
<i>Sepedonea</i>	<i>lindneri</i>	Argentina	Buenos Aires	28 km SW Buenos Aires		-58.67	-34.59
<i>Sepedonea</i>	<i>lindneri</i>	Argentina	Corrientes	Corrientes		-58.83	-27.47
<i>Sepedonea</i>	<i>lindneri</i>	Argentina	Misiones	Iguazu		-54.57	-25.57

<i>Sepedonea lindneri</i>	Argentina	Chaco	Mahallé		-59.28	-27.22
<i>Sepedonea lindneri</i>	Argentina	Chaco	Presidencia Roque Saénz Pena		-60.45	-26.78
<i>Sepedonea lindneri</i>	Argentina	Chaco	Presidencia Roque Saénz Pena		-60.45	-26.78
<i>Sepedonea lindneri</i>	Argentina	Tucumán	Ciudad Universitaria		-65.35	-26.78
<i>Sepedonea lindneri</i>	Paraguay	La Cordillera	San Bernardino		-57.32	-25.27
<i>Sepedonea lindneri</i>	Brasil	Rio Grande do Sul	87 km S Porto Alegre		-51.23	-30.03
<i>Sepedonea lindneri</i>	Brasil	Rio Grande do Sul	São Leopoldo		-51.15	-29.76
<i>Sepedonea lindneri</i>	Brasil	Rio Grande do Sul	São Leopoldo		-51.15	-29.76
<i>Sepedonea lindneri</i>	Brasil	Santa Catarina	5 km W Lajes		-50.33	-27.82
<i>Sepedonea lindneri</i>	Brasil	Santa Catarina	5 km W Lajes		-50.33	-27.82
<i>Sepedonea lindneri</i>	Argentina	La Rioja	Patquilla	San Jose C. Paz	-60.95	-33.47
<i>Sepedonea lindneri</i>	Argentina	La Rioja	Patquilla	San Jose C. Paz	-60.95	-33.47
<i>Sepedonea lindneri</i>	Argentina	Formosa	Clorinda		-57.72	-25.28
<i>Sepedonea lindneri</i>	Brasil	Rio Grande do Sul	Canoas	Morretes	-51.18	-29.92
<i>Sepedonea neffi</i>	Venezuela	Aragua	Maracay		-67.60	10.25
<i>Sepedonea neffi</i>	Brasil	Espírito Santo	Baixo Guandu		-41.02	-19.52
<i>Sepedonea neffi</i>	Brasil	Espírito Santo	Baixo Guandu		-41.02	-19.52
<i>Sepedonea neffi</i>	Brasil	Espírito Santo	Baixo Guandu		-41.02	-19.52
<i>Sepedonea neffi</i>	Brasil	Espírito Santo	Baixo Guandu		-41.02	-19.52
<i>Sepedonea telson</i>	Brasil	Minas Gerais	Juiz de Fora		-43.35	-21.76
<i>Sepedonea telson</i>	Brasil	Minas Gerais	Juiz de Fora		-43.35	-21.76
<i>Sepedonea telson</i>	Brasil	Minas Gerais	Juiz de Fora		-43.35	-21.76
<i>Sepedonea telson</i>	Brasil	São Paulo	São Paulo		-46.64	-23.55
<i>Sepedonea telson</i>	Brasil	São Paulo	São Paulo		-46.64	-23.55
<i>Sepedonea telson</i>	Brasil	São Paulo	São Paulo	Inst. Bot. Secr. Agric.	-46.64	-23.55
<i>Sepedonea telson</i>	Brasil	São Paulo	São Paulo	Inst. Bot. Secr. Agric.	-46.64	-23.55
<i>Sepedonea telson</i>	Brasil	São Paulo	São Vicente	Parque Bitaru	-46.40	-23.96
<i>Sepedonea telson</i>	Brasil	São Paulo	Onda Verde	Fazenda São João	-49.30	-20.60
<i>Sepedonea telson</i>	Brasil	Paraná	Araucária	Rio Iguaçu	-49.41	-25.59
<i>Sepedonea telson</i>	Brasil	Paraná	6 km E Morretes		-48.83	-25.47
<i>Sepedonea telson</i>	Brasil	Santa Catarina	4 km E Corupa		-49.24	-26.42
<i>Sepedonea telson</i>	Brasil	Santa Catarina	4 km E Corupa		-49.24	-26.42
<i>Sepedonea telson</i>	Brasil	Santa Catarina	5 km W Lajes		-50.33	-27.82
<i>Sepedonea telson</i>	Brasil	Santa Catarina	5 km W Lajes		-50.33	-27.82

<i>Sepedonea</i>	<i>telson</i>	Brasil		Santa Catarina	30 km S Lajes		-50.33	-27.82
<i>Sepedonea</i>	<i>telson</i>	Brasil		Santa Catarina	30 km S Lajes		-50.33	-27.82
<i>Sepedonea</i>	<i>telson</i>	Brasil		Santa Catarina	192 km S Curitiba		-49.25	-27.15
<i>Sepedonea</i>	<i>telson</i>	Brasil		Rio Grande do Sul	São Leopoldo		-51.15	-29.76
<i>Sepedonea</i>	<i>telson</i>	Brasil		Rio Grande do Sul	São Leopoldo		-51.15	-29.76
<i>Sepedonea</i>	<i>telson</i>	Brasil		Distrito Federal	Núcleo Bandeirantes		-47.93	-15.78
<i>Sepedonea</i>	<i>telson</i>	Brasil		Goiás	Lagoa Das Pedras	Formosa	-47.33	-15.54
<i>Sepedonea</i>	<i>telson</i>	Brasil		Goiás	Lagoa Das Pedras	Formosa	-47.33	-15.54
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Paraná	Araucária	Rio Iguaçu	-49.41	-25.59
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Paraná	Araucária	Rio Iguaçu	-49.41	-25.59
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Paraná	Araucária	Rio Iguaçu	-49.41	-25.59
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Paraná	Araucária	Rio Iguaçu	-49.41	-25.59
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Paraná	61 km S Curitiba	Rio Várzea	-49.25	-25.42
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Paraná	61 km S Curitiba	Rio Várzea	-49.25	-25.42
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Paraná	8 km E Imbituva		-50.60	-25.23
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Paraná	19 km W Guarapuava	Rio Coutinho	-51.46	-25.39
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Paraná	6 km W Guarapuava		-51.46	-25.39
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Paraná	Morretes		-48.83	-25.47
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Minas Gerais	17 km N Belo Horizonte		-43.93	-19.92
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		São Paulo	São Paulo		-46.64	-23.55
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		São Paulo	São Paulo		-46.64	-23.55
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		São Paulo	Instituto de Botânica		-46.64	-23.55
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		São Paulo	Instituto de Botânica		-46.64	-23.55
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		São Paulo	São Paulo	Parque Dom Pedro II	-46.64	-23.55
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		São Paulo	Mogi das Cruzes		-46.18	-23.52
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Santa Catarina	5 km S Lajes		-50.33	-27.82
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Santa Catarina	30 km S Lajes		-50.33	-27.82
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Santa Catarina	71 km N Lajes		-50.33	-27.82
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Santa Catarina	50 km SW Concórdia		-52.03	-27.23
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Santa Catarina	192 km S Curitiba		-49.25	-27.15
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Santa Catarina	192 km S Curitiba		-49.25	-27.15
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Rio Grande do Sul	Rio Pelotas		-51.92	-27.47
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Rio Grande do Sul	87 km S Porto Alegre		-51.23	-30.03
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil		Rio Grande do Sul	19 km S Camaqua		-51.81	-30.85

<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil	Rio Grande do Sul	20 km S Camaqua		-51.81	-30.85
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Brasil	Rio Grande do Sul	São Leopoldo		-51.15	-29.76
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Argentina	Buenos Aires	28 km SW Buenos Aires		-58.67	-34.59
<i>Sepedonea</i>	<i>trichotypa</i>	Argentina	Buenos Aires	28 km SW Buenos Aires		-58.67	-34.59
<i>Sepedonea</i>	<i>veredae</i>	Brasil	Bahia	Capim Grosso/ Gravata		-40.01	-11.38
<i>Sepedonea</i>	<i>veredae</i>	Brasil	Bahia	Capim Grosso/ Gravata		-40.01	-11.38
<i>Sepedonea</i>	<i>veredae</i>	Brasil	Espírito Santo	Baixo Guandu		-40.02	-19.52
<i>Sepedonea</i>	<i>veredae</i>	Brasil	Espírito Santo	Baixo Guandu		-40.02	-19.52
<i>Sepedonea</i>	<i>veredae</i>	Brasil	Espírito Santo	Baixo Guandu		-40.02	-19.52
<i>Sepedonea</i>	<i>veredae</i>	Brasil	Pernambuco	Sanharó	Fazenda Boi Hanso	-36.56	-8.36
<i>Sepedonea</i>	<i>veredae</i>	Brasil	Pernambuco	Sanharó	Fazenda Boi Hanso	-36.56	-8.36
<i>Sepedonea</i>	<i>veredae</i>	Brasil	Sergipe	São Cristóvão		-37.20	-11.01
<i>Sepedonea</i>	<i>veredae</i>	Brasil	Sergipe	São Cristóvão		-37.20	-11.01
<i>Sepedonea</i>	<i>veredae</i>	Brasil	Mato Grosso	São Luis de Cáceres		-57.68	-16.07

APÊNDICE 2



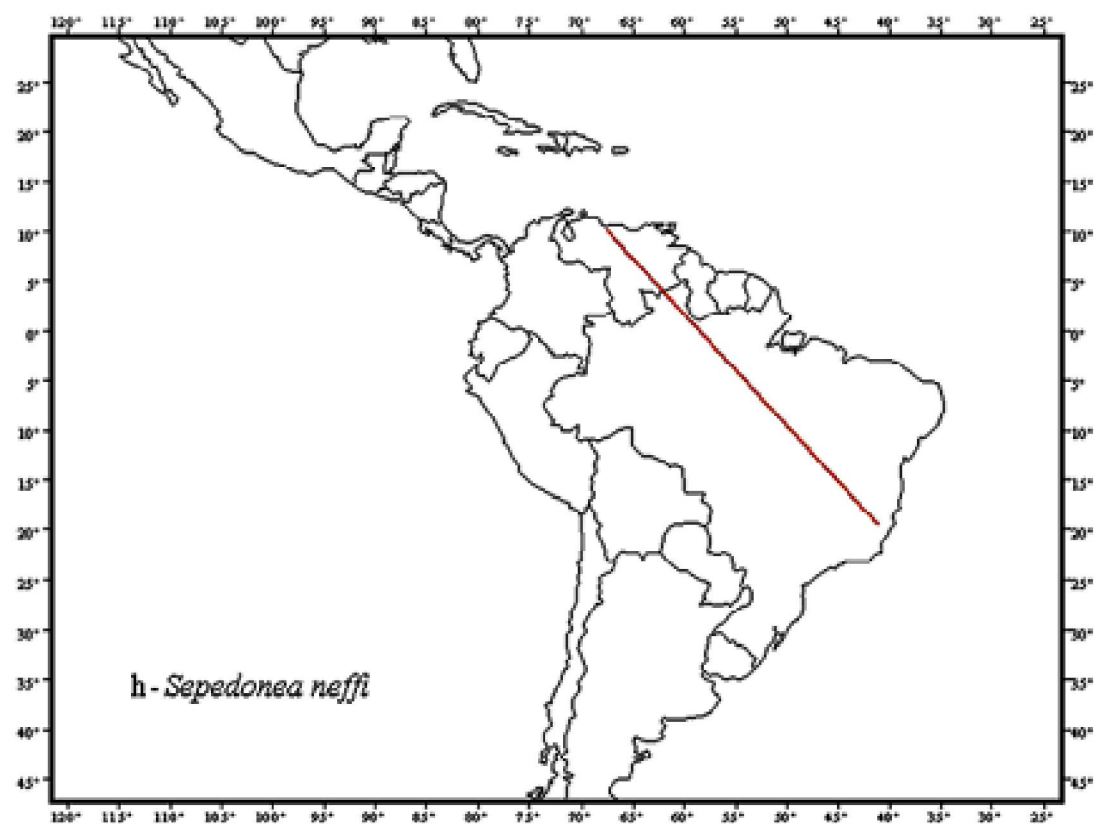
Figuras a – b. Traço individual de *S. guatemalana* (a); Traço individual de *S. veredae* (b);



Figuras c – d. Traço individual de *S. lindneri* (c); Traço individual de *S. isthmi* (d);



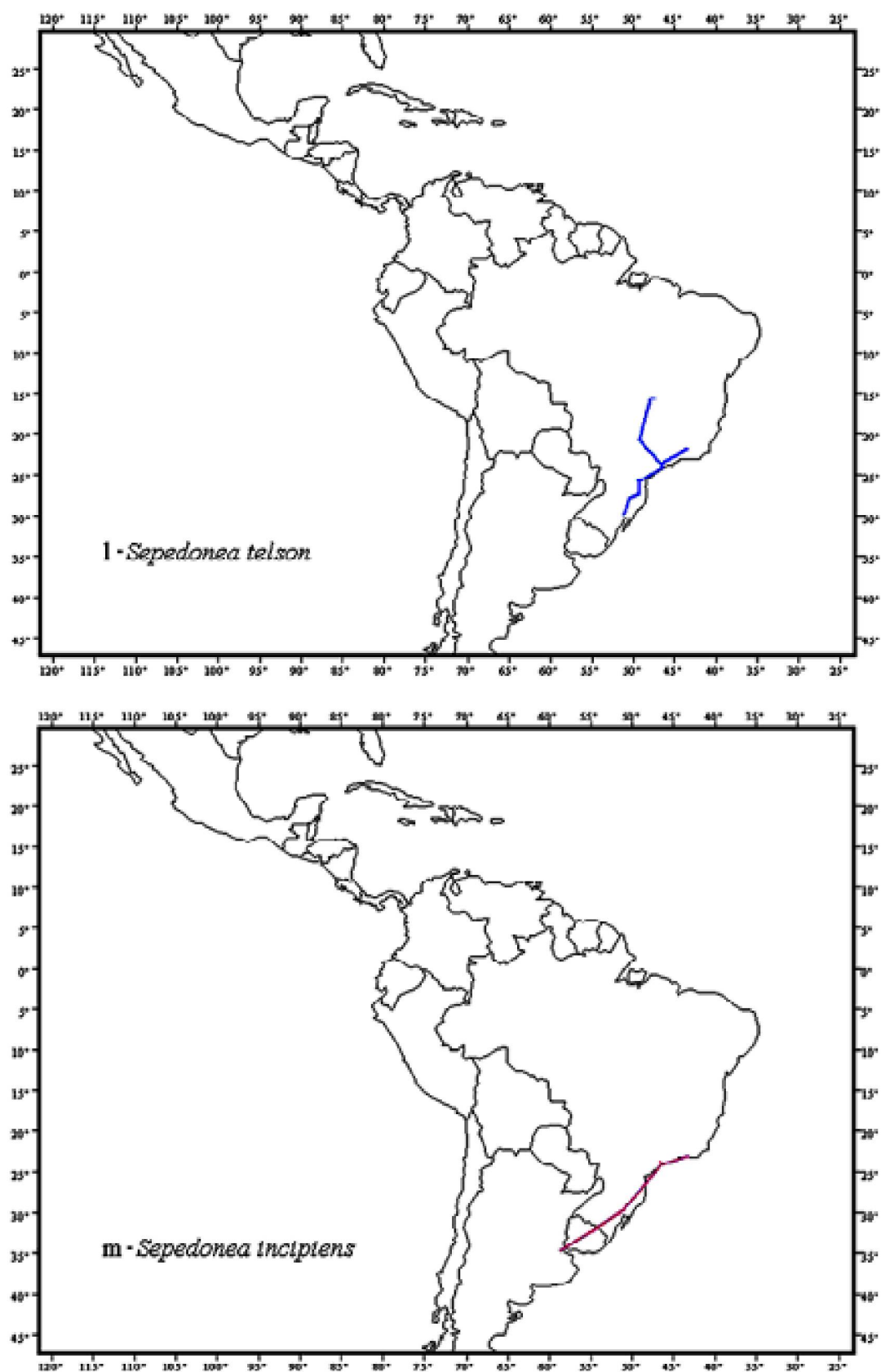
Figuras e – f. Traço individual de *S. lagoa* (e); Traço individual de *S. barbosai* (f);



Figuras g – h. Traço individual de *S. canabravana* (g); Traço individual de *S. neffi* (h);



Figuras i – j. Traço individual de *S. giovana* (i); Traço individual de *S. guianica* (j);

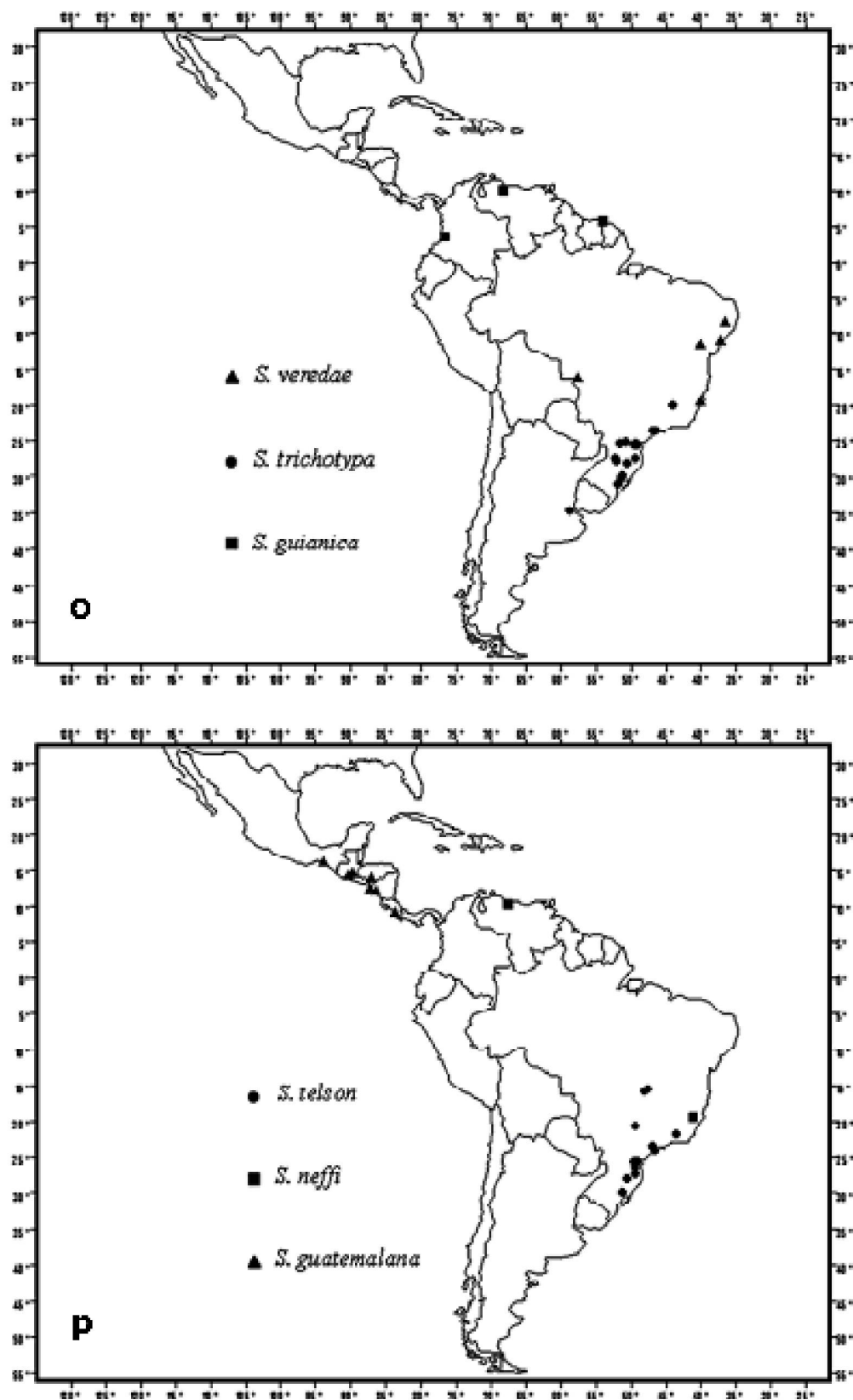


Figuras l – m. Traço individual de *S. telson* (l); Traço individual de *S. incipiens* (m);

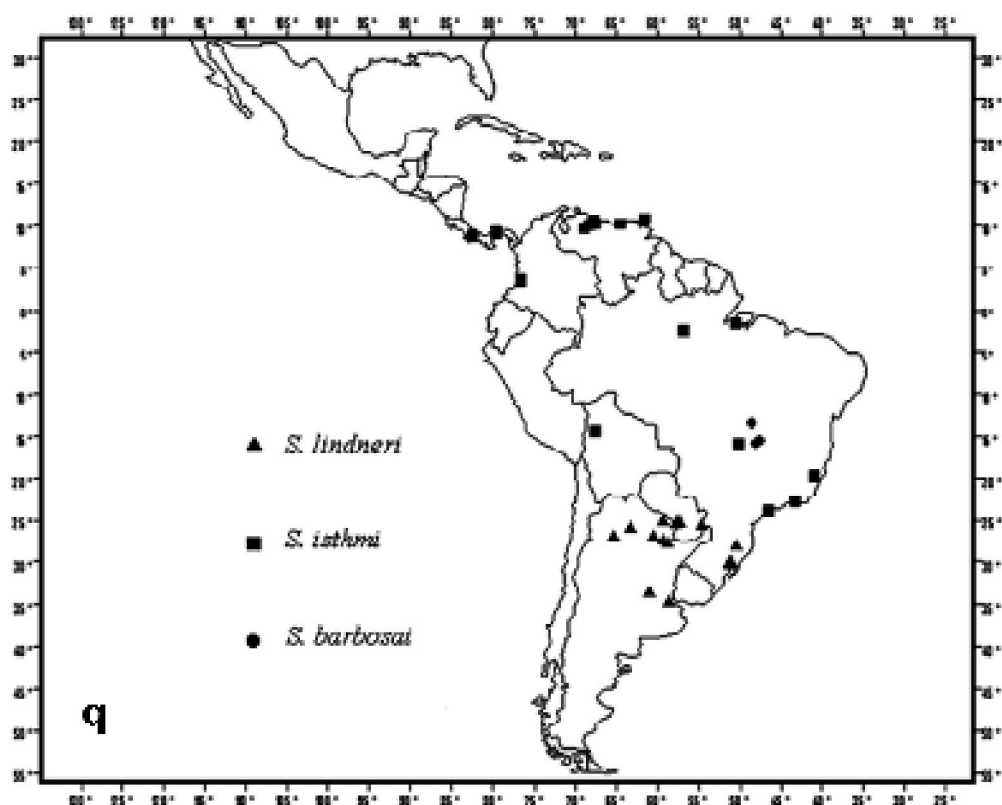


Figura n. Traço individual de *S. trichotypa*;

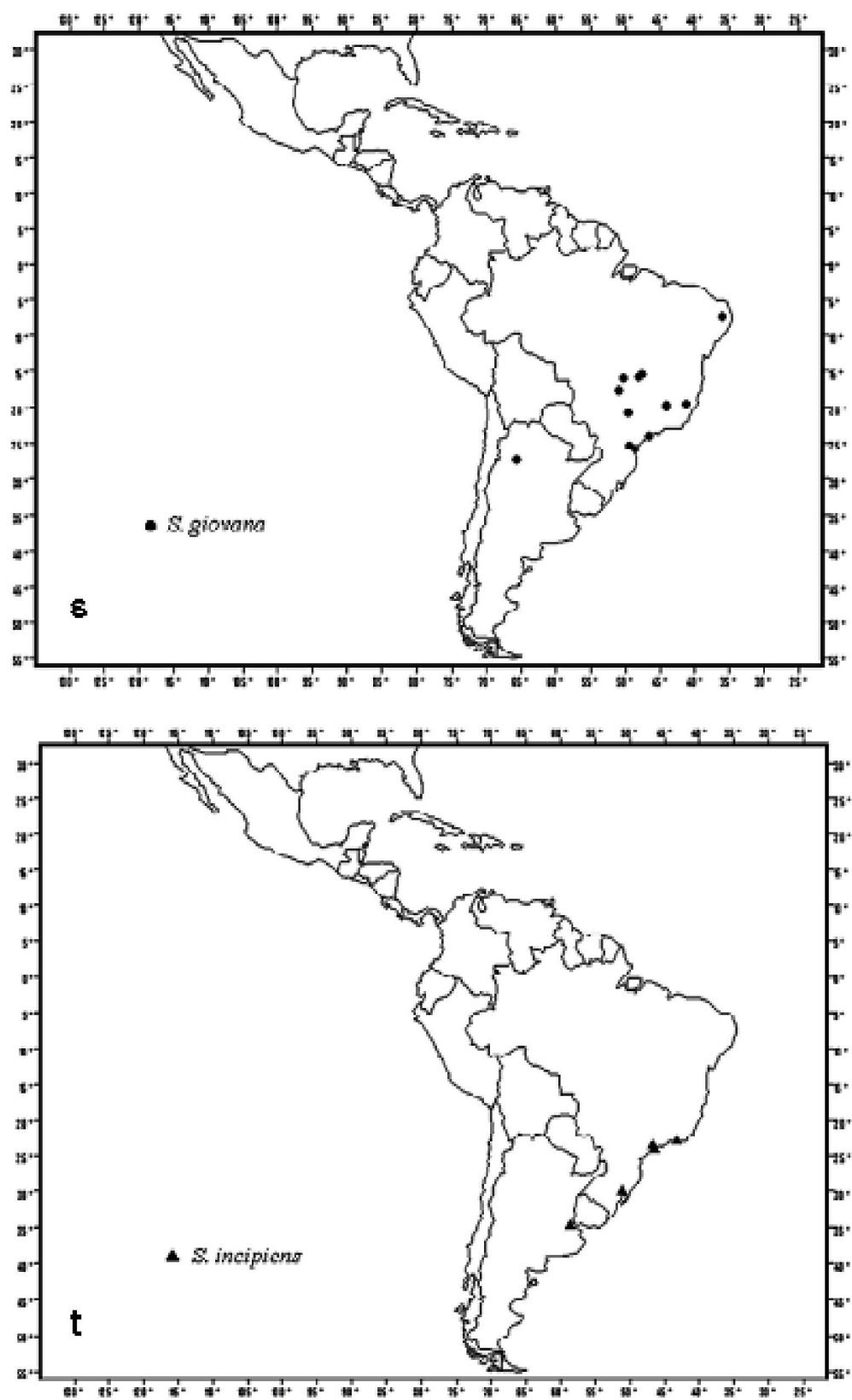
Distribuição das espécies de *Sepedonea*



Figuras o – p. Distribuição das espécies *S. veredae*, *S. trichotypa* e *S. guianica* (o); Distribuição das espécies *S. telson*, *S. neffi* e *S. guatemalana* (p).



Figuras q – r. Distribuição das espécies *S. lindneri*, *S. isthmi* e *S. barbosai* (q); Distribuição das espécies *S. lagoa* e *S. canabraviana* (r).



Figuras s – t. Distribuição da espécie *S. giovana* (s); Distribuição da espécie *S. incipiens* (t).

CAPÍTULO 2

ANÁLISE DE PARCIMÔNIA DE BROOKS (BPA PRIMÁRIO) DE *SEPEDONEA* Steyskal (DIPTERA, SCIOMYZIDAE) NA REGIÃO NEOTROPICAL

RESUMO

O presente trabalho valeu-se da hipótese filogenética previamente existente definindo o relacionamento entre as espécies de *Sepedonea* como ponto de partida para uma análise de biogeografia cladística com áreas endêmicas na região Neotropical. Esta ciência se utiliza de dados de distribuição aliados à filogenia dos grupos estudados para estabelecer relacionamento entre áreas. Para tanto foi empregado o método denominado Análise de Parcimônia de Brooks (BPA primário). Neste estudo foram analisados sete conjuntos de áreas, baseados fundamentalmente em duas classificações propondo áreas de endemismos dentro da região Neotropical (Amorim & Pires 1996; Morrone 2001a; 2006). Essas propostas possuem destacado valor para um conhecimento mais claro relacionado ao esquema biogeográfico da região sendo que uma delas foi construída exclusivamente a partir de elementos faunísticos habitantes de florestas úmidas ao passo que a outra se baseou ainda em habitantes de áreas constituídas pela chamada vegetação aberta. A partir da análise utilizando as áreas de Amorim e Pires (1996) foi evidenciada a importância da mata Atlântica para *Sepedonea*, além de suporte para a importância das Serras do Mar e Mantiqueira na diversificação do grupo. Com a utilização das áreas de Morrone (2001a; 2006) foi possível identificar que indivíduos de *Sepedonea* com registro em áreas caracteristicamente de formações abertas, distribuem-se provavelmente em enclaves de ambientes úmidos existentes nessas regiões. Os resultados obtidos em geral apresentaram congruência limitada com os padrões originais, embora para alguns relacionamentos a mesma tenha sido obtida. Apesar de em biogeografia cladística a idéia central envolver explicações gerais como justificativa aos padrões generalizados, a história biogeográfica envolvendo as áreas e os organismos nela distribuídos são na realidade bem mais complexas do que o esperado na simples busca de padrões congruentes. A região Neotropical representa um bom exemplo desse padrão biogeográfico intrincado levando à conclusão de que uma história única relacionada com a atual distribuição dos organismos na região seja improvável. A possibilidade de registro de distribuição incompleto como um fator predominante influenciando as incongruências encontradas deve igualmente ser considerado, já que Sciomyzidae carece de esforços de coleta principalmente na região. Os BPAs realizados definiram a Amazônia como não monofilética enquanto a floresta Atlântica se mostrou como uma unidade natural.

PALAVRAS-CHAVE: áreas endêmicas, biogeografia cladística, floresta Atlântica, Amazônia, região Neotropical.

ABSTRACT

The present study is based on the previous existing phylogenetic hypothesis defining the relationships between the species of *Sepedonea* for a cladistic biogeography analysis with endemic areas in the Neotropical region. This science uses the distribution of data allied to the phylogeny of the studied groups to establish relationship among areas. So it was used a method called Brooks Parsimony Analysis (Primary BPA). In this study seven groups of areas, based on two classifications proposing endemism areas in the Neotropical region, were analyzed (Amorim & Pires 1996; Morrone 2001a; 2006). These proposals have prominence value for a clearer knowledge related to the biogeographical setup of the region. One of the proposals was built exclusively from the faunal elements inhabitants of humid forests while the other was based on inhabitants of open vegetation areas. From the analysis using the areas proposed by Amorim and Pires (1996) the importance of Atlantic forest for *Sepedonea* was evidenced, besides support for the importance of the Serra do Mar and Mantiqueira ridges in the group diversification. Using the areas by Morrone (2001a; 2006) it was possible to identify that individuals of *Sepedonea* with register in areas characteristically of open formations, are distributed probably inside humid environments that exists in this region. The obtained results in general presented limited congruence with the original patterns, however for some relationships the same has been obtained. Despite of the central idea of the cladistic biogeography, the biogeographical history involving the areas and the organisms distributed are more complex than what it has been expected in a simple search of congruent patterns. The Neotropical region represents a good example of this intricate biogeographical pattern, coming to a conclusion that an unique history related to the current distribution of the organisms in the region can be unlikely. The possibility of incomplete register as a predominant factor influencing the found incongruence should equally be considered, since Sciomyzidae needs efforts of collecting principally in the region. The achieved BPAs defined the Amazonia as not monophyletic while the Atlantic forest showed itself as a natural unit.

KEY-WORDS: endemic areas, cladistic biogeography, Atlantic forest, Amazonia, Neotropical region.

1. INTRODUÇÃO

Sepedonea Steyskal, 1973 pertence a Sciomyzidae Fallén, família caracterizada pelo hábito alimentar larval especializado em predação de moluscos aquáticos, semi-aquáticos ou ainda terrestres. Por este motivo esta família tem sido marcadamente estudada nos últimos 50 anos com relação ao potencial que possui para o controle biológico de moluscos que transmitem os agentes causadores de doenças tropicais e subtropicais tal como fasciolose e esquistossomose (Berg 1953; 1973; Neff 1964; Abercrombie & Berg 1978).

Embora Sciomyzidae distribua-se mundialmente, *Sepedonea* tem distribuição exclusivamente Neotropical, sendo encontrada desde o sul do México até a porção nordeste da Argentina formando um grupo monofilético (Freidberg *et al.* 1991; Marinoni & Mathis 2006). Constitui-se em um gênero representado especificamente por organismos predadores de moluscos aquáticos não operculados habitando vegetação emergente situada em superfícies úmidas (Knutson & Vala 2002).

Com relação ao histórico do gênero, espécies que hoje definem *Sepedonea* foram inicialmente descritas em *Sepedon* Latreille, 1804. Em 1973, Steyskal concluiu que algumas das espécies americanas desse gênero eram distintas dos membros mais típicos do mesmo, ao ponto de constituírem dois novos gêneros. Foram eles *Sepedonea* e *Sepedomerus*. Fazendo parte do primeiro estavam *Sepedonea guatemalana* (Steyskal, 1951), *S. guianica* (Steyskal, 1951), *S. isthmi* (Steyskal, 1951), *S. lagoa* (Steyskal, 1951), *S. telson* (Steyskal, 1951) e *S. lindneri* (Hendel, 1932), designada como espécie-tipo do novo gênero. Mais tarde, Knutson e Bredt (1976) descreveram duas novas espécies com distribuição restrita ao centro-oeste do Brasil as quais receberam a denominação de *Sepedonea barbosai* e *S. canabraviana*. Freidberg *et al.* (1991) revisaram então as espécies deste gênero, descrevendo quatro novas: *Sepedonea incipiens*; *S. trichotypa*; *S. veredae* e *S. neffi*. Marinoni e Mathis (2006) propuseram mais uma espécie, *Sepedonea giovana* perfazendo um total de 13 espécies. Nesse mesmo trabalho foi definido também o relacionamento filogenético entre as espécies do grupo.

Moscas da família Sciomyzidae representam organismos com destacado potencial para estudos de co-evolução e biogeografia essencialmente por apresentarem características como comportamento de associação com espécies de moluscos e também reduzida capacidade de vôo. Entretanto investigações específicas neste sentido não foram, até o presente momento, realizadas utilizando esta família. Neste contexto o presente trabalho utilizou a hipótese filogenética previamente existente definindo o relacionamento entre as espécies de *Sepedonea* (Marinoni & Mathis 2006) como partida para uma análise de biogeografia cladística, a qual

procurou basear-se em classificações já propostas na literatura para a região Neotropical (Amorim & Pires 1996; Morrone 2001a; 2006; Nihei & Carvalho 2007).

1.1. A biogeografia Cladística

A biogeografia cladística, também chamada de vicariante, utiliza-se de dados de distribuição aliados à filogenia dos grupos estudados para estabelecer relacionamento entre áreas (Wiley 1988). Representa uma metodologia dentro da biogeografia histórica (Morrone & Crisci 1995; Morrone 2005; Posadas *et al.* 2006) e surgiu a partir da fusão entre a pan-biogeografia de Croizat e a sistemática filogenética de Hennig (Craw 1988; Morrone 2001b; Ebach & Morrone 2005). Foi em princípio, desenvolvida por Rosen (1978) e Nelson e Platnick (1981) desencadeando um avanço no campo das pesquisas dentro da biogeografia histórica (Morrone & Crisci 1995; Posadas *et al.* 2006).

Essa metodologia assume a correspondência entre relacionamento de táxons e de áreas como sendo informativos em estudos de biogeografia, englobando dois passos essenciais para obtenção de resultados: (1) a construção de um “cladograma de táxon-área”, através da substituição do nome referente ao táxon terminal pela(s) área(s) em que ocorre no cladograma do próprio táxon; (2) a derivação de um cladograma de área a partir do primeiro (Morrone & Carpenter 1994). Com a biogeografia cladística, padrões sistemáticos tornaram-se comparáveis e entendíveis para este campo de pesquisa expressando-se agora por meio de cladogramas de área (Humphries & Parenti 1999).

A partir de meados do século passado, a aceitação da teoria da deriva continental (tectônica de placas) juntamente com as idéias de Croizat, vieram a corroborar a idéia de que distribuições disjuntas existem como resultado de eventos semelhantes na história da Terra (Morrone & Crisci 1995; Humphries & Parenti 1999). Assim, estabeleceu-se o paradigma vicariante vigente desde então. Com base nesse paradigma, a pan-biogeografia (Croizat 1958; 1964) e a biogeografia cladística (Nelson & Platnick 1981) foram subseqüentemente desenvolvidas e firmadas na biogeografia, representando em origem duas metodologias alternativas de acordo com seus respectivos defensores (Craw 1988; Platnick & Nelson 1988; Morrone 2001b; 2001c).

Não obstante, trabalhos mais recentes as têm considerado como sendo metodologias complementares no lugar de mutuamente exclusivas, constituindo dessa forma passos sucessivos de uma mesma análise de biogeografia histórica que busca o estabelecimento de homologias biogeográficas (Morrone & Crisci 1995; Morrone 2001b; 2001c; 2004).

1.2. A região Neotropical

A região Neotropical, enfocada neste estudo biogeográfico, compreende a maior parte da América do Sul, com exceção à região dos Andes, sul da Argentina, Chile e Patagônia. Fazem parte ainda do Neotrópico, a América Central, o sul do México, as ilhas do Caribe e o sul da península da Flórida (Morrone 2004; 2006).

Sabe-se atualmente que a mesma é detentora de uma alta diversidade taxonômica associada a uma grande heterogeneidade de biomas e habitats, destacando-se a presença de duas importantes formações florestais com altos índices de endemismo: Florestas Amazônica e Atlântica. Este fato acaba por direcionar o foco de interesse para a região, em estudos voltados à compreensão de sua estrutura biótica, além de demonstrar a imensa necessidade de que maiores conhecimentos sejam adicionados buscando um correto delineamento de estratégias conservacionistas no futuro (Sigrist 2006).

Diversos estudos realizados na região têm enfatizado a complexidade do seu padrão biogeográfico, propondo hipóteses baseadas em diferentes processos como explicação à origem da riqueza de suas espécies assim como dos padrões de distribuição das mesmas. (Wallace 1852; Bates *et al.* 1998; Nores 1999; Hubert & Renno 2006). Apesar de na literatura ser encontrado um número considerável desses trabalhos, propondo inclusive classificações para a região em unidades históricas menores, não são todos que usam um caráter histórico para a definição de áreas de endemismos. Dessa forma, estes estudos acabam propondo áreas que de fato não podem ser consideradas como unidades naturais (Nihei & Carvalho 2007; para revisão ver Morrone 2001a).

Nos últimos anos, muitos dos estudos biogeográficos desenvolvidos na região Neotropical têm focado nos padrões de distribuição relativos às florestas Atlântica e Amazônica, discutindo principalmente quanto à monofilia ou não de suas áreas. Embora a tendência em um primeiro momento seja considerá-las como unidades monofiléticas, diversos trabalhos as têm corroborado como unidades na realidade compostas por elementos bióticos com histórias diferenciadas, ou seja, áreas híbridas (Cracraft & Prum 1988; Prum 1988; Amorim & Pires 1996; Bates *et al.* 1998; Ron 2000; Marks *et al.* 2002; Sigrist 2006; Nihei & Carvalho 2007).

Dada a necessidade de estudos voltados à compreensão da biota neotropical, o presente trabalho foi realizado, tomando por base os princípios da biogeografia cladística, com a finalidade de adicionar conhecimentos à complexidade histórica envolvida com a determinação dos padrões biogeográficos da região.

2. OBJETIVOS

Este capítulo possui o objetivo de reconstruir o relacionamento histórico entre áreas endêmicas dentro da região Neotropical a partir dos dados filogenéticos e de distribuição de *Sepedonea* Steyskal (Freidberg *et al.* 1991; Marinoni & Mathis 2006).

Objetivos específicos:

- Através de biogeografia cladística, testar classificações relativas às áreas de endemismo na região Neotropical, previamente propostas na literatura (Amorim & Pires 1996; Morrone 2001a; 2006; Nihei & Carvalho 2007);
- Verificar o ‘status’ híbrido ou monofilético, com base na distribuição de *Sepedonea*, referente às duas grandes formações florestais características da região: Florestas Atlântica e Amazônica;
- Identificar se os resultados obtidos neste capítulo corroboram os obtidos no capítulo anterior para o gênero estudado, o qual utilizou como ferramenta a pan-biogeografia;
- Comparar os resultados deste estudo com outros realizados na região de interesse.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Distribuição das espécies e Banco de Dados

O presente estudo baseou-se nos dados distribucionais de *Sepedonea* (APÊNDICE 1 - Capítulo 1) em conjunto com a hipótese filogenética estabelecida para o gênero (Fig. 1). A obtenção das informações sobre as localidades de distribuição das espécies estudadas assim como a construção do banco de dados e posterior produção dos mapas de distribuição (APÊNDICES 1 e 2 – Capítulo 1) seguiram os procedimentos descritos em Material e Métodos do primeiro capítulo.

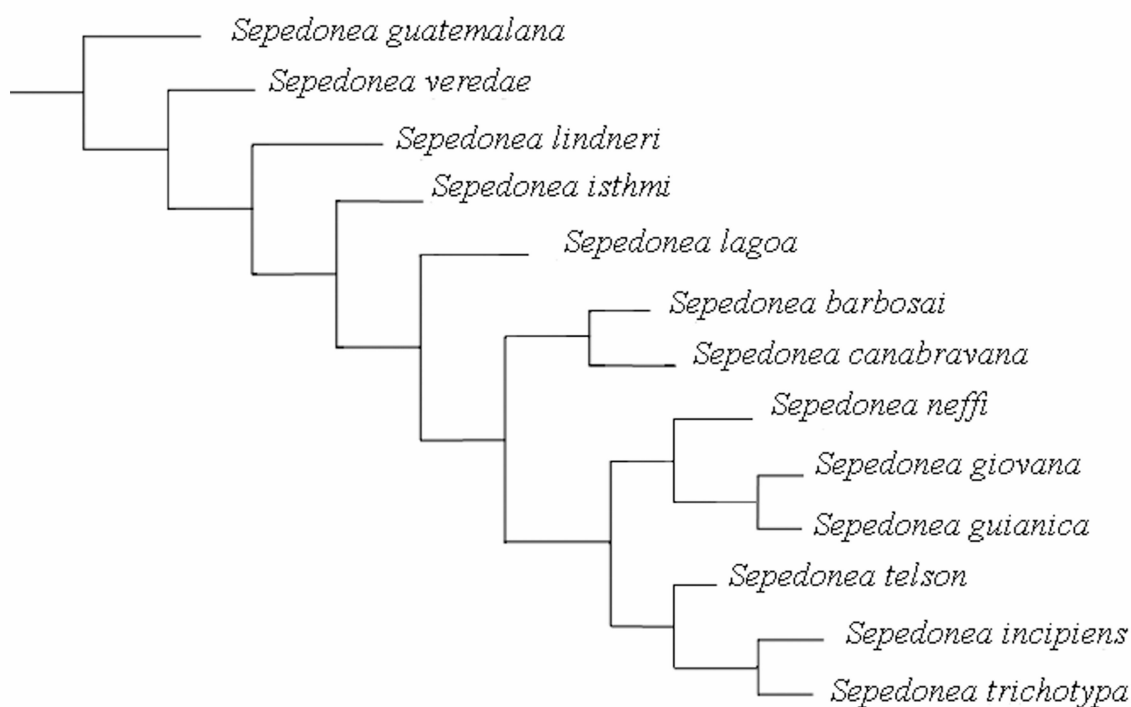


Figura 1: Análise filogenética do gênero *Sepedonea* (modificado de Marinoni & Mathis 2006).

3.2. Análise Biogeográfica

BPA – Análise de Parcimônia de Brooks

O BPA é um dos métodos incluídos dentro do ramo da biogeografia cladística (Morrone 2005). Foi originalmente desenvolvido por Brooks (1981) para uso em estudos históricos e ecológicos da associação hospedeiro/parasita, método que recebeu a denominação de análise de co-especiação (Brooks 1990). Mais tarde a sua utilização foi estendida às investigações biogeográficas por Brooks (1985), partindo da idéia de que o método ao

analisar essencialmente o ajuste entre grupos associados historicamente poderia ser usado também no estudo da relação táxon-área. Foi Wiley (1988) que descreveu o método como Análise de Parcimônia de Brooks (Brooks & McLennan 1991; Humphries & Parenti 1999; Sigrist 2006).

O método BPA utiliza dados provenientes da hipótese filogenética de um determinado táxon distribuído em uma área, analisando-os através de um algoritmo de parcimônia para a obtenção de um cladograma de área (Wiley 1988). Assim, considera apenas o resultado mais parcimonioso como explicação à distribuição dos grupos na área em questão.

Parte sempre da hipótese inicial de que cada área possui uma história única com relação a todas as espécies que habitam nela (vicariância simples), ou seja, considera que padrões gerais são esperados como resultado de especiação vicariante (Brooks *et al.* 2001). Nesse sentido é um método que assume a premissa “0” da biogeografia cladística ao tratar duas ou mais áreas contendo os mesmos táxons como sendo inicialmente monofiléticas. Entretanto, o método e a premissa “0” diferem na forma como são tratados táxons faltantes em uma área (*missing taxa*). O BPA considera estes táxons como não informativos utilizando a codificação (?) na matrix de dados enquanto que a premissa “0” os assume como originalmente ausentes (0) (Morrone & Crisci 1995; Humphries & Parenti 1999).

A premissa 0 (Zandee & Roos 1987) juntamente com as premissas 1 e 2 (Nelson & Platnick 1981) foram propostas em biogeografia cladística como soluções às incongruências encontradas no momento em que cladogramas de área são gerados. Essas incongruências podem surgir a partir de três diferentes problemas: existência de táxon (s) distribuído (s) em mais de uma área (*widespread taxa*), ausência de táxon (s) em uma determinada área (*missing taxa*) e área (s) com mais de um táxon (*redundant distributions*). Sendo estes, os responsáveis por possíveis falsificações à hipótese inicial de que a distribuição dos organismos é explicada unicamente por eventos vicariantes (para revisão ver Page 1988; Morrone & Crisci 1995; Van Veller *et al.* 2000).

Quanto à “forma” empregada para se chegar ao cladograma de área a partir da hipótese nula, o BPA é considerado um método *a posteriori*. Em biogeografia cladística, metodologias que se baseiam na premissa “0” (simples vicariância) como hipótese inicial para explicação dos padrões de distribuição entre diferentes táxons são classificadas como *a posteriori*. Nesses métodos as incongruências encontradas são esclarecidas após a realização da análise. Assim, quando uma análise é desenvolvida resultando em cladogramas de área com homoplasias, a hipótese inicial acaba sendo rejeitada fazendo-se necessárias explicações *a posteriori* que expliquem o padrão encontrado. São eles os processos de extinção e

dispersão. Os métodos que assumem inicialmente além dos eventos vicariantes, também os processos de extinção e dispersão como responsáveis pelos padrões distribucionais existentes são denominados de *a priori* (Van Veller *et al.* 2002).

Após a sua proposição original, o método BPA sofreu modificações principalmente através dos trabalhos de Wiley (1988) e Brooks (1990) tornando-se dessa forma mais forte como ferramenta analítica (Brooks & McLennan 1991). Com as alterações subseqüentes, a análise de parcimônia de Brooks resultou em uma metodologia compreendendo duas etapas. A primeira delas, denominada BPA primário, é similar ao método original de Brooks (1981) somado às modificações posteriores propostas por Wiley (1988) e objetiva estabelecer um padrão geral de relacionamento entre áreas. A segunda etapa se denomina BPA secundário. Foi proposto por Brooks (1990) e busca explicar as exceções ao padrão geral de relacionamento, usando para tanto duplicação de áreas e com isso reconhecendo que as mesmas, diferentemente de táxons, podem apresentar múltiplas influências históricas (Brooks 1990; Brooks *et al.* 2001). No presente estudo apenas o BPA primário foi realizado.

BPA primário

Foi realizada ‘Análise primária de Parcimônia de Brooks’ (BPA primário) (Brooks *et al.* 2001) para que a história entre as áreas dentro da região Neotropical pudesse ser acessada através da filogenia dos organismos aqui estudados (Marinoni & Mathis 2006). O procedimento desenvolvido para obtenção do cladograma de táxon-área e também do cladograma de área seguiu o trabalho de Brooks *et al.* (2001).

Primeiramente, buscou-se a construção de cladogramas de táxon-área para o gênero *Sepedonea*, substituindo-se o nome dos táxons terminais na filogenia do gênero pela (s) área (s) em que ocorriam. O relacionamento filogenético entre as 13 espécies foi tratado como uma série de transformação multiestado completamente polarizada, ou seja, os táxons terminais assim como os nós internos da filogenia foram numerados para representação dos componentes na matriz binária aditiva do BPA (áreas x componentes) (Brooks 1990) (ver APÊNDICE 1).

Para que os cladogramas de táxon-área pudessem ser construídos, mapas ilustrando áreas de endemismo dentro da região Neotropical foram sobrepostos aos mapas contendo a distribuição de cada espécie. Esta etapa foi realizada para que as áreas de ocorrência de cada táxon pudessem ser identificadas. Os mapas com as áreas de endemismos selecionados para o trabalho foram georeferenciados através da ferramenta ‘Georeferencing’

existente no programa ArcGis 9. Este procedimento mais específico fez-se necessário para que os mapas de áreas endêmicas se ajustassem perfeitamente aos mapas de distribuição. Para tanto, foi utilizado o programa ArcView Gis 3.2a.

Após a sobreposição entre os mapas e elaboração de cladogramas de táxon-área, a matriz do BPA para cada conjunto de áreas endêmicas foi determinada a partir das informações obtidas com os últimos (APÊNDICE 2). Para montagem desta matriz, componentes presentes em determinada (s) área (s) foram representados por ‘1’ e quando ausentes por ‘0’. Uma “área hipotética ancestral”, com ausência total de espécies, foi adicionada a cada matriz, com o objetivo de que as áreas na análise fossem agrupadas pela presença e não pela ausência de táxons. Esta área ancestral é representada por caracteres biogeográficos análogos aos caracteres atribuídos ao ‘outgroup’ em uma análise filogenética (Wiley 1988). Sendo desta forma, importantes para o enraizamento dos cladogramas de área obtidos. A codificação ‘?’ não apareceu nas matrizes de dados já que apenas um único clado monofilético foi investigado (Sigrist 2006).

Finalizando, o programa WINCLADA (Nixon 2002) foi utilizado para confecção da matriz de dados e como interface subsequente ao programa NONA versão 2.0 (Goloboff 1993). Este último foi usado para busca do cladograma de área mais parcimonioso para cada conjunto de áreas analisado. A otimização DELTRAN, sugerida por Wiley (1988), a qual favorece paralelismos ou convergências em lugar de reversões, foi conduzida após a obtenção do cladograma de área resultante. Em uma linguagem biogeográfica esta opção de otimização beneficia eventos dispersionistas (convergências biogeográficas – táxon ocorrendo duplamente em ramos não adjacentes) e/ou não resposta a um evento vicariante (paralelismo biogeográfico – táxon ocorrendo duplamente em ramos adjacentes) em lugar de extinções (reversões) (Wiley 1988). Antes que a otimização fosse realizada, nós não suportados foram colapsados e sempre que mais de uma árvore foi encontrada, o consenso estrito foi estabelecido.

3.3. Conjuntos de áreas examinado

Foram analisados 7 conjuntos de áreas, baseando-se em classificações anteriores propondo áreas de endemismos dentro da região Neotropical (Amorim & Pires 1996; Morrone 2001a; 2006; Nihei & Carvalho 2007).

Primeiramente a classificação proposta por Amorim e Pires (1996) foi utilizada seguindo as duas formações de áreas propostas em Nihei e Carvalho (2007) com relação à floresta Atlântica: Componente Atlântico dividido em norte (Floresta Atlântica Norte) e sul

(Floresta Atlântica Sul) e o mesmo componente não dividido (Fig. 2). É importante salientar que esta divisão da floresta Atlântica ainda segue originalmente o trabalho de Amorim e Pires (1996).

Uma outra análise utilizando os componentes de Amorim e Pires (1996) foi realizada da mesma forma que Sigrist (2006) em seu trabalho de monografia investigando as relações na região: Componentes Noroeste e Sudeste divididos em suas respectivas áreas endêmicas internas (Fig. 3). Nesta análise, a adição de uma área denominada Venezuela/Colômbia (Ven/Col.) no componente Noroeste, proposta por Sigrist (2006), foi adotada pela presença de representantes de *Sepedonea* na região.

As áreas determinadas por Morrone (2001a; 2006) também foram investigadas. Uma análise de BPA foi desenvolvida utilizando-se as 4 sub-regiões propostas por esse autor para a região Neotropical: Caribenha, Amazônica, Chaquenha e Paranaense (Fig. 4). Outro cladograma de área foi obtido a partir dessa mesma divisão feita por Morrone, com a sub-região Amazônica sendo dividida em Noroeste (NWAm) e Sudeste (SEAm) (Amorim & Pires 1996; Nihei & Carvalho 2007) (Fig. 5).

E por fim, duas últimas análises, novamente envolvendo as sub-regiões de Morrone foram estabelecidas. Ambas dividiram a Amazônia em três: Norte da Amazônia (NAm); Sudoeste da Amazônia (SWAm) e Sudeste da Amazônia (SEAm) (Amorim & Pires 1996). Em uma delas, porém, as sub-regiões Chaquenha e Paranaense foram subdivididas em suas respectivas províncias: Caatinga, Cerrado, Chaco e Pampa (Sub-região Chaquenha) e Mata Atlântica, Floresta do Paraná e Mata de Araucária (Sub-região Paranaense) (Fig. 5). Os BPAs realizados com base em Morrone (2001a; 2006) seguiram as análises e conjuntos de áreas descritos em Nihei e Carvalho (2007) assim como em Sigrist (2006).



Figura 4: Áreas endêmicas na região Neotropical [modificado de Morrone (2001a)]. Sub-regiões Caribenha (CAR), Amazônica (AMA); Chaquenha (CHA) e Paranaense (PAR). Ilustração retirada de Nihei e Carvalho (2007).



Figura 5: Áreas endêmicas na região Neotropical [modificado de Morrone (2001a)]. **AnMA** - Andes e América Central; **NAm** - Norte da Amazônia; **SWAm** - Sudoeste da Amazônia; **SEAm** - Sudeste da Amazônia; **NWAm** - Nam + SWAm. Ilustração retirada de Sigrist (2006).

4. RESULTADOS

O BPA empregado para definição do cladograma de área utilizando a classificação de Amorim e Pires (1996) com as áreas de floresta Atlântica não subdivididas, obteve um único cladograma. O comprimento da árvore foi de 26 passos, o seu índice de consistência foi 96 e o seu índice de retenção 90 (Fig. 6).

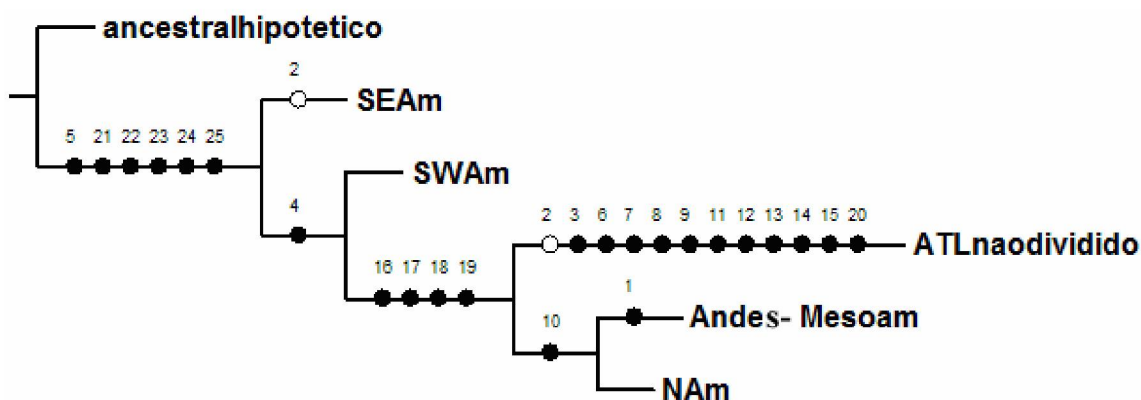


Figura 6: Cladograma de área encontrado para as áreas endêmicas de Amorim e Pires (1996) na região Neotropical de acordo com a distribuição de *Sepedonea*. **Floresta Atlântica sem divisões.** Caracteres representados por esferas pretas (apomorfias) e brancas (homoplasias) correspondem aos componentes numerados no cladograma de táxon-área para este grupo de sub-regiões (ver APÊNDICE 1 – Fig. a).

A análise realizada ainda sob a classificação de Amorim e Pires (1996), porém com a floresta Atlântica dividida em norte e sul resultou novamente em uma única árvore de comprimento 27, índice de consistência 92 e índice de retenção 86 (Fig. 7).

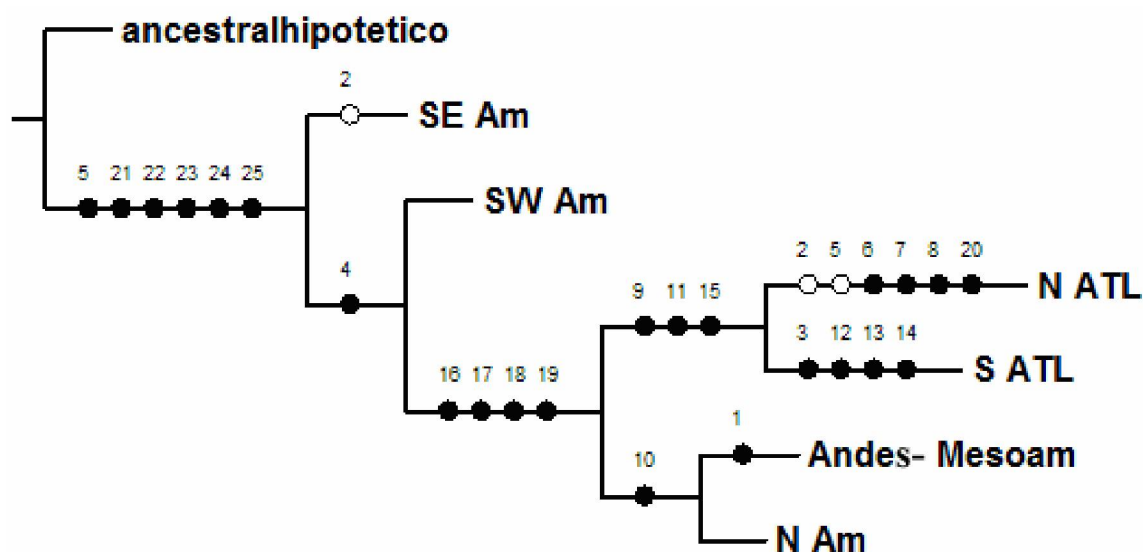


Figura 7: Cladograma de área encontrado para as áreas endêmicas de Amorim e Pires (1996) na região Neotropical de acordo com a distribuição de *Sepedonea*. **Floresta Atlântica dividida em norte (N ATL) e sul (S ATL).** Caracteres representados por esferas pretas (apomorfias) e brancas (homoplasias) correspondem aos componentes numerados no cladograma de táxon-área para este grupo de sub-regiões (ver APÊNDICE 1 – Fig. b).

O cladograma de área resultante do BPA primário que enfocou as divisões internas dos componentes Noroeste e Sudeste do trabalho de Amorim e Pires (1996) também se definiu em um único cladograma resultante, de comprimento 32, índice de consistência 78 e índice de retenção 87 (Fig. 8).

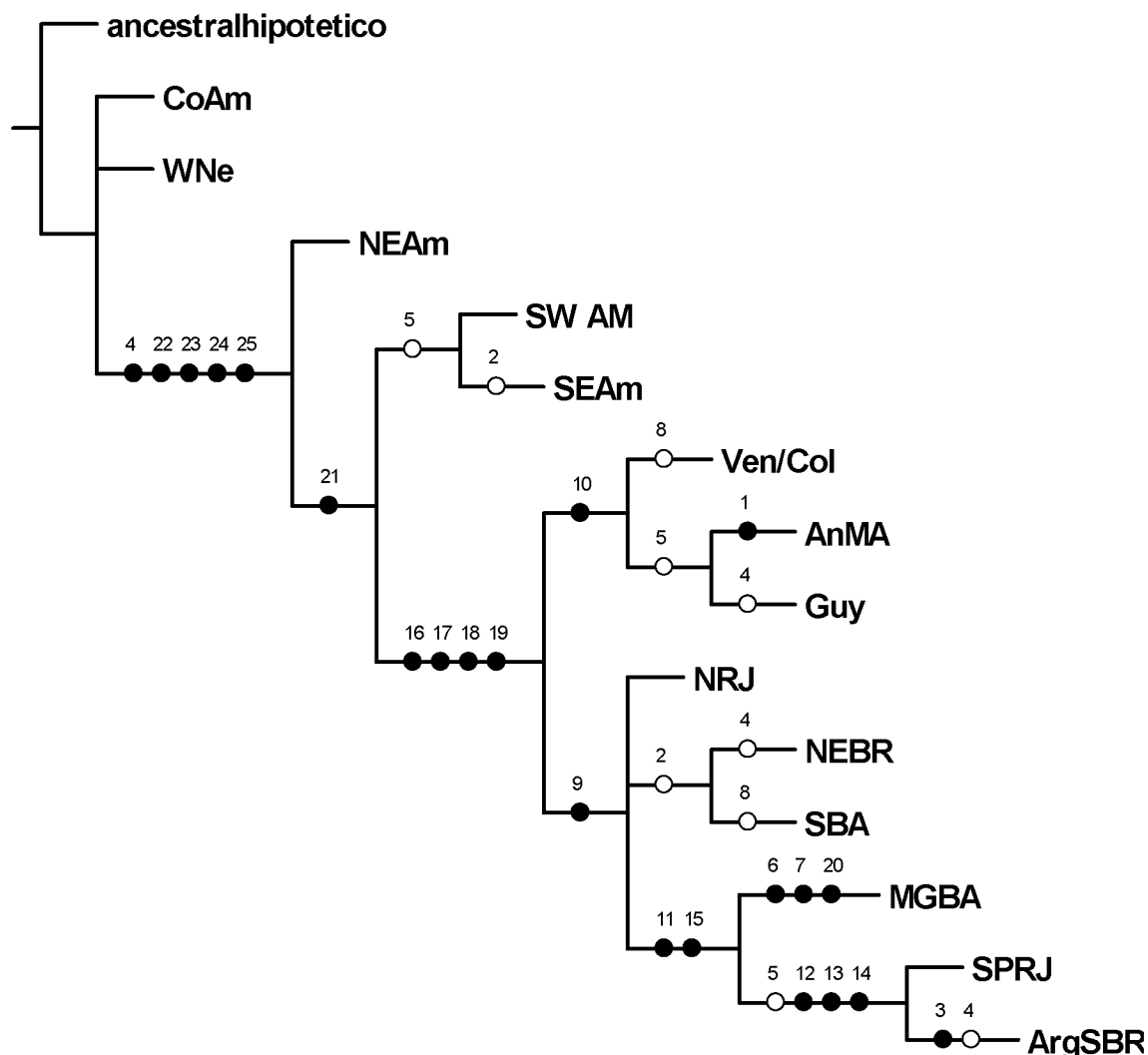


Figura 8: Cladograma de área encontrado para as áreas endêmicas internas aos componentes Noroeste e Sudeste definidos por Amorim e Pires (1996) na região Neotropical de acordo com a distribuição de *Sepedonea*. **AnMA** – Andes e América Central; **Ven/Col** – Venezuela e Colômbia; **Guy** – Guiana; **CoAm** – Amazônia Colombiana; **WNe** – Oeste do Rio Negro; **SWAm** – Sudoeste da Amazônia; **NEAm** – Nordeste da Amazônia; **SEAm** – Sudeste da Amazônia; **NEBR** – Nordeste do Brasil; **MGBA** – Minas Gerais e Bahia; **SBA** – Sul da Bahia; **NRJ** – Norte do Rio de Janeiro; **SPRJ** – São Paulo e Rio Janeiro; **ArgSBR** – Argentina e Sul do Brasil. Caracteres representados por esferas pretas (apomorfias) e brancas (homoplasias) correspondem aos componentes numerados no cladograma de táxon-área para este grupo de sub-regiões (ver APÊNDICE 1 – Fig. c).

Em se tratando da classificação apresentada por Morrone (2001a; 2006), a primeira análise de BPA primário envolveu as quatro sub-regiões definidas para a região Neotropical.

Nesta análise foram obtidas duas árvores mais parcimoniosas. Em uma delas o seguinte relacionamento foi encontrado: (Caribenha (Amazônica (Chaquenha + Paranaense))). Esta árvore apresentou comprimento de 28 passos, índice de consistência 89 e índice de retenção 72. A outra mostrou o relacionamento ((Chaquenha + Paranaense) + (Caribenha + Amazônica)), com comprimento de 28 passos, índice de consistência 89 e índice de retenção 72. A partir destas duas árvores o consenso estrito foi extraído (Fig. 9). O comprimento deste foi de 29 passos, o índice de consistência foi 86 e o índice de retenção 63.

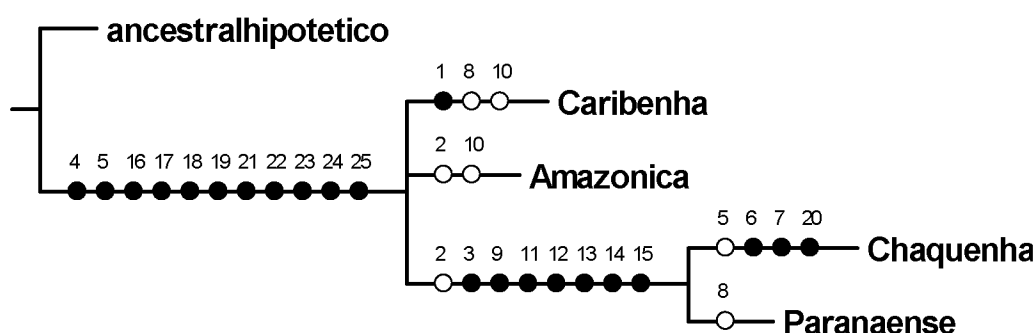


Figura 9: Cladograma de área encontrado para as **sub-regiões** endêmicas estabelecidas por Morrone (2001a; 2006) na região Neotropical de acordo com a distribuição de *Sepedonea*. Caracteres representados por esferas pretas (apomorfias) e brancas (homoplasias) correspondem aos componentes numerados no cladograma de táxon-área para este grupo de áreas (ver APÊNDICE 1 – Fig. d).

A próxima análise utilizando as sub-regiões estabelecidas por Morrone (2001a; 2006) dividiu a sub-região Amazônica em Noroeste (NWAm) e Sudeste (SEAm) seguindo proposta original de Amorim e Pires (1996) (Nihei & Carvalho 2007). Foi obtido a partir deste BPA um cladograma de área único, com comprimento de 28 passos, índice de consistência 89 e índice de retenção 82 (Fig. 10).

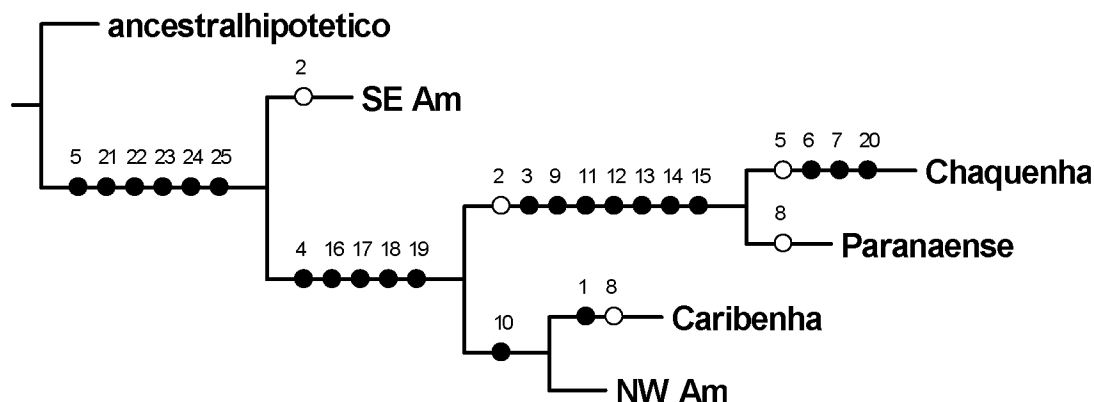


Figura 10: Cladograma de área encontrado para as **sub-regiões** endêmicas estabelecidas por Morrone (2001a; 2006) na região Neotropical de acordo com a distribuição de *Sepedonea*. **Sub-região Amazônica dividida em Sudeste (SEAm) e Noroeste (NWAm)**. Caracteres representados por esferas pretas (apomorfias) e brancas (homoplasias) correspondem aos componentes numerados no cladograma de táxon-área para este grupo de áreas (ver APÊNDICE 1 – Fig. e).

A terceira análise de BPA sob a classificação de Morrone (2001a; 2006), enfocou as sub-regiões do Neotrópico como as anteriores, desta vez porém, a sub-região Amazônica foi decomposta em norte (NA_m), sudoeste (SWA_m) e sudeste (SEA_m) segundo ainda Amorim e Pires (1996). O cladograma de área obteve comprimento de 28 passos, índice de consistência 89 e índice de retenção 85 (Fig. 11).

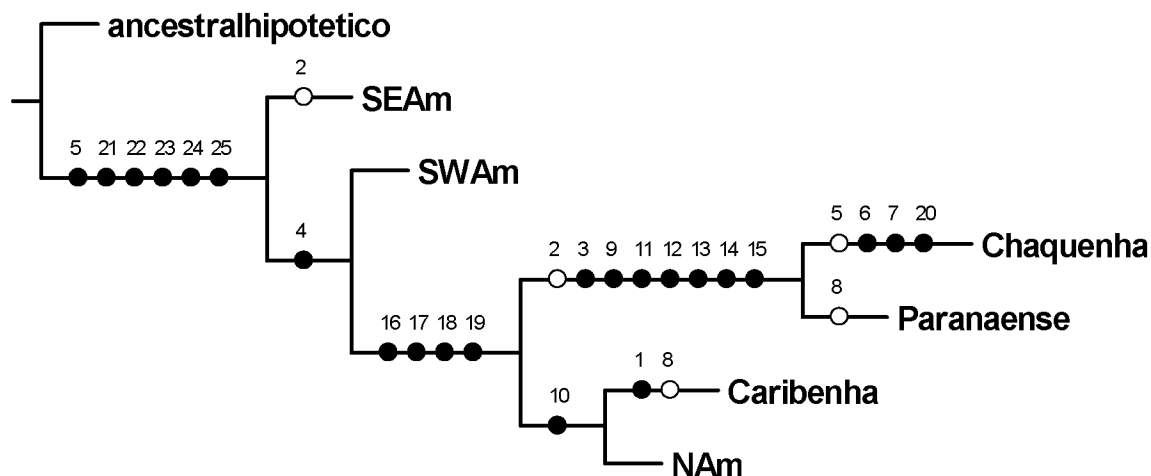


Figura 11: Cladograma de área encontrado para as **sub-regiões** endêmicas estabelecidas por Morrone (2001a; 2006) na região Neotropical de acordo com a distribuição de *Sepedonea*. **Sub-região Amazônica dividida em sudeste (SEAm), norte (NAm) e sudoeste (SWAm).** Caracteres representados por esferas pretas (apomorfias) e brancas (homoplasias) correspondem aos componentes numerados no cladograma de táxon-área para este grupo de regiões (ver APÊNDICE 1 - Fig. f).

Finalizando, uma análise de BPA primário utilizando além das três divisões adotadas na análise anterior para a sub-região Amazônica, também as províncias compondo as sub-regiões Chaquenha e Paranaense de acordo com Morrone (2001a; 2006), foi realizada. Foram obtidas duas árvores a partir deste BPA (Figs. 12 a e b). O consenso estrito foi então buscado resultando em um cladograma de comprimento 43, índice de consistência 58 e índice de retenção 60 (Fig. 12 c).

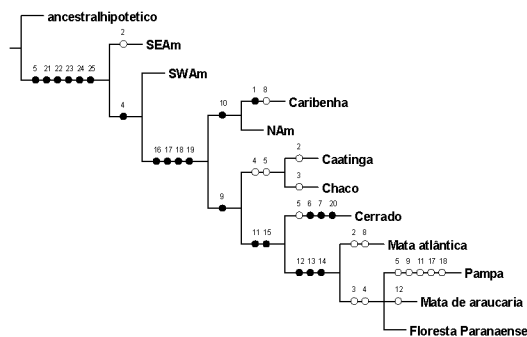


Figura 12 a: Árvore 1. Comprimento 39, índice de consistência 64 e índice de retenção 68.

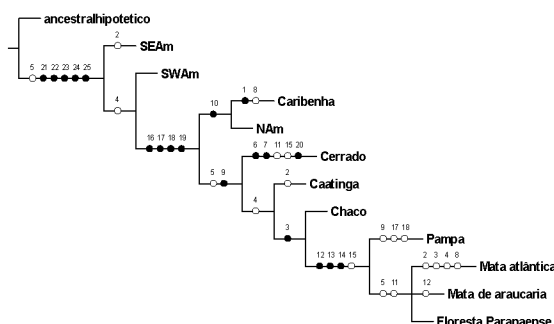


Figura 12 b: Árvore 2. Comprimento 39, índice de consistência 64 e índice de retenção 68.

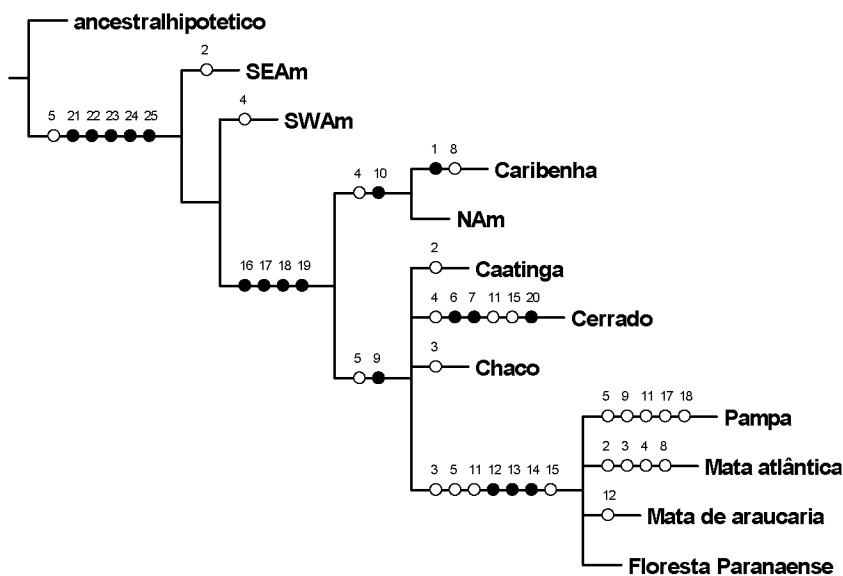


Figura 12 c: Cladograma de área encontrado para as sub-regiões endêmicas estabelecidas por Morrone (2001a; 2006) na região Neotropical de acordo com a distribuição de *Sepedonea*. **Sub-região Amazônica** dividida em sudeste (SEAm), norte (NAm) e sudoeste (SWAm) e sub-regiões **Chaquenha e Paranaense** em suas respectivas províncias. Caracteres representados por esferas pretas (apomorfias) e brancas (homoplasias) correspondem aos componentes numerados no cladograma de táxon-área para este grupo de regiões (ver apêndice 1 – Fig. g).

5. DISCUSSÃO

5.1. Relacionamento entre áreas endêmicas na região Neotropical e diversificação de *Sepedonea*

Nos últimos anos a região Neotropical tem se constituído em um importante ponto de referência para estudos voltados ao entendimento dos padrões de distribuição de sua biota principalmente pelo fato de apresentar altos índices de biodiversidade, além de aspectos climáticos e de vegetação diversificados (Cracraft 1985; Patton *et al.* 1994; Amorim & Pires 1996; Camargo 1996; Bates *et al.* 1998; Costa *et al.* 2000; Morrone 2001a; 2006; Marks *et al.* 2002; Costa 2003; Goldani & Carvalho 2003; Silva *et al.* 2004; Pinto-da-Rocha *et al.* 2005; Porzecanski & Cracraft 2005; Quijano-Abril *et al.* 2006). Nesse sentido, compreender a organização da diversidade na região e/ou nos seus biomas específicos implica necessariamente na avaliação dos processos temporais e espaciais envolvidos na sua determinação (Costa *et al.* 2000).

Para tanto a biogeografia busca a delimitação das chamadas áreas de endemismo, as quais são caracterizadas por distribuições congruentes de diferentes táxons ocorrendo em função de eventos semelhantes na história geológica (Morrone 1994). Estas áreas endêmicas acabam tendo importância destacada por constituírem a base sobre a qual hipóteses biogeográficas podem ser formuladas envolvendo a história das unidades geográficas e dos organismos que a compõe. Em sua determinação é essencial o envolvimento do fator histórico, quando possível através de táxons que apresentem hipóteses de relacionamento filogenético (Harold & Mooi 1994; Morrone 2001c).

Duas propostas que objetivaram a determinação de áreas de endemismos na região Neotropical possuem destacado valor para um conhecimento mais claro relacionado ao seu esquema biogeográfico. Uma delas, porém, foi construída exclusivamente a partir de elementos faunísticos habitantes de florestas úmidas (Amorim & Pires 1996) ao passo que a outra se baseou ainda em habitantes de áreas constituídas pela chamada ‘vegetação aberta’ (Morrone 2001a; 2006).

As análises de BPA deste trabalho realizadas sob a classificação de Amorim e Pires (1996), em geral não foram congruentes com as análises apresentadas pelos mesmos autores (Figs. 6, 7, 8 e Figs. 13 e 14).

Na figura 6 observa-se uma sequência de disjunções a partir do *Sudeste da Amazônia*, a qual apareceu como área-irmã das demais ao passo que Amorim e Pires (1996) a encontraram como área-irmã das áreas do componente Atlântico (Fig. 13). A área *Norte da*

Amazônia por sua vez mostrou-se mais intimamente relacionada com a área *Andes-Mesoamérica* e estas duas com a *floresta Atlântica*.

Observando-se a figura 6 assim como o cladograma de táxon-área (APÊNDICE 1 – Fig. a), é possível concluir que esse clado tenha se formado principalmente pela distribuição das espécies *S. neffi*, *S. guianica* e *S. giovana*, sendo que as duas últimas são espécies-irmãs e localizam-se respectivamente nas áreas *Andes-Mesoamérica* (AnMA); *Norte da Amazônia* (NAm) (*S. guianica*) e *floresta Atlântica* (*S. giovana*).

Partindo do padrão de distribuição encontrado para essas três espécies (APÊNDICE 2 – Capítulo 1) e da sua possível diversificação a partir de um processo de alopatria microvicariante (ver Capítulo I) é aceitável inferir que a população ancestral das mesmas se apresentava amplamente distribuída ao longo dessas áreas (como hipotetizado a partir da distribuição de *S. neffi*) em tempos em que a Amazônia e a floresta Atlântica hipoteticamente se encontravam contínuas. Posteriormente, o isolamento entre essas formações em função de um processo de aridez crescente ocorrida ao longo do terciário originando a diagonal de formações abertas hoje encontrada na América do Sul central, pode ser relacionado como fator responsável pela formação das espécies disjuntamente distribuídas na floresta Atlântica e extremo norte da América do Sul: *S. giovana* e *S. guianica*. Essas hipóteses paleoambientais têm sido destacadas como relevantes para determinação dos padrões atuais da biota neotropical (Bigarella *et al.* 1975).

S. neffi, de acordo com a filogenia proposta para o gênero (Marinoni & Mathis 2006), corresponde à espécie irmã do clado composto pelas espécies (*S. giovana* + *S. guianica*), que permaneceu amplamente distribuída não se diferenciando apesar do isolamento ocorrido entre as florestas Atlântica e Amazônica (alopatria microvicariante). Com isso, a existência mais recente de “corredores de floresta” em ambientes secos interligando essas formações florestais pode ser sugerida como explicação à distribuição disjunta atualmente registrada para essa espécie.

Costa (2003), através de um estudo filogeográfico de mamíferos, já havia previamente concluído a existência dessa ponte histórica entre a Amazônia e a floresta Atlântica como possível explicação à sobreposição da distribuição dos organismos estudados entre as duas regiões. A mesma autora ressaltou ainda que embora estes corredores sejam escassamente estudados em animais em geral, em plantas sua importância já se encontra bem estabelecida (Rizzini 1963; Andrade-lima 1964).

Conseqüentemente o relacionamento (ATL não dividido (NAm + Andean Mesoam)) definido neste BPA tende a ser relacionado também com esses eventos discutidos para a diversificação do clado (*S. neffi* (*S. guianica* + *S. giovana*)).

Neste BPA a floresta Amazônica não se mostrou monofilética o que tem sido corroborado por diversos trabalhos (Cracraft & Prum 1988; Prum 1988; Camargo 1996; Marks *et al.* 2002; Costa 2003; Nihei & Carvalho 2007), inclusive Amorim e Pires (1996). Contudo, no presente trabalho esta formação não apresentou-se monofilética pela proximidade da área 'NAm' com a área Andes-Mesoamérica (Fig. 6).

Com relação à floresta Atlântica, nesta primeira análise ficou evidente a sua importância para habitação das espécies de *Sepedonea* determinada por 11 elementos autapomórficos. Este resultado corrobora a principal área de diversificação encontrada para o gênero no primeiro capítulo, que ocorre na costa leste do Brasil em região de mata Atlântica.

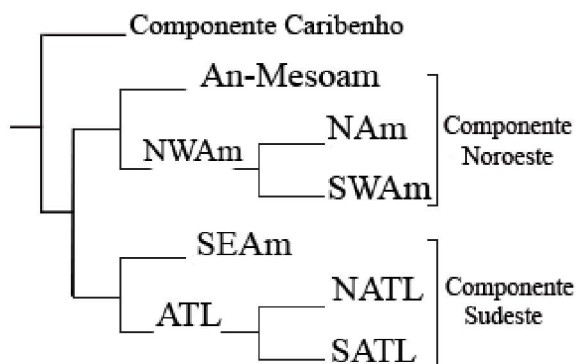


Figura 13: Relacionamento histórico entre os componentes: Noroeste, Sudeste e Caribenho [modificado de Amorim e Pires (1996)]. Retirado de Nihei e Carvalho (2007).

De acordo com a análise apresentada na figura 6 não foi possível testar a monofilia da floresta Atlântica, pois as áreas referentes ao componente Atlântico foram tratadas inicialmente como um agrupamento único. Quando o mesmo é dividido em duas áreas menores (NATL e SATL) a condição monofilética resultante é incongruente entre diferentes trabalhos realizados (Amorim & Pires 1996; Nihei & Carvalho 2007). Na tentativa de testar a monofilia da área em questão, foi realizada uma segunda análise com as áreas de floresta divididas em Norte e Sul (Fig. 7).

O resultado obtido foi semelhante ao encontrado no BPA anterior e a monofilia relativa aos componentes Norte e Sul foi encontrada. Esse resultado é congruente com

Amorim e Pires (1996) que da mesma forma definiram uma divisão inicial separando áreas Atlânticas ao norte das situadas ao Sul (Figs. 13 e 14). Esta dicotomia foi atribuída à formação das Serras do Mar e da Mantiqueira entre os dois componentes (Amorim & Pires 1996). Padrão que por sua vez suporta a situação sugerida no primeiro capítulo com relação à importância destas duas cadeias montanhosas para diversificação do gênero *Sepedonea*, em especial com relação às espécies simpátricamente distribuídas no sudeste do Brasil. Costa *et al.* (2000) realizando análise biogeográfica de mamíferos encontrados na floresta Atlântica corroboraram previamente essa divisão entre áreas norte e sul deste componente através de Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE).

O agrupamento único para estas áreas dentro da floresta Atlântica tem sido encontrado ainda por outros trabalhos. Bates *et al.* (1998) investigando a distribuição de aves, assim como Sigrist (2006) enfocando diversos grupos dentro da região Neotropical e usando BPA primário, também apresentaram resultados congruentes com a monofilia das áreas em questão.

Em um terceiro momento, detalhando ainda mais os componentes Norte e Sul utilizados na análise anterior, o relacionamento entre os sub-componentes internos aos componentes Sudeste e Noroeste da classificação de Amorim e Pires (1996) foi investigado (Fig. 8). Desta vez, uma área no norte da América do Sul foi incluída na análise (Ven/Col) pela presença de representantes de *Sepedonea* no local (Fig. 3), na tentativa de testar possíveis alterações nos relacionamentos definidos anteriormente.

O resultado encontrado permaneceu incongruente com o apresentado por Amorim e Pires (1996), que encontraram uma dicotomia basal separando as áreas dos componentes Noroeste (NW) e Sudeste (SE), no lugar de disjunções sequenciais separando as áreas em questão como definido neste BPA (Figs. 8 e 14).

Foi possível observar que as áreas diretamente relacionadas com a Amazônia aparecem como as primeiras a se diferenciar seguidas pela dicotomia apical separando o componente Atlântico e o clado (Ven/Col (AnMA + Guy)). Embora a dicotomia basal entre os componentes ‘NW’ e ‘SE’ (Amorim & Pires 1996) não tenha sido estabelecida para a distribuição de *Sepedonea*, o resultado encontrado sugere uma distinção filogenética entre as áreas correspondentes aos mesmos, ou seja, áreas do componente Sudeste foram agrupadas de forma separada daquelas referentes ao componente Noroeste. Nessa afirmação a área ‘SEAm’ constitui uma exceção pois ao invés de agrupar-se com as áreas do componente Sudeste como em Amorim e Pires (1996) reuniu-se com áreas do componente Noroeste.

Na base do cladograma, a *Amazônia Colombiana* (CoAm) e o *Oeste do rio Negro* (WNe) apresentaram-se formando uma politomia em relação às demais áreas analisadas. O posicionamento desses dois componentes menores certamente se encontra subestimado na análise em função da ausência total de representantes do gênero nas áreas em questão (APÊNDICE 2 – Matriz nº 3).

Após a diferenciação de ‘NEAm’, o *Sudeste* (SEAm) e o *Sudoeste* (SWAm) da *Amazônia* se diferenciaram formando um clado monofilético. Estas duas áreas também apresentaram esse mesmo relacionamento em Sigrist (2006) assim como em Nihei e Carvalho (2007). Contrariamente Amorim e Pires (1996) encontraram ‘SEAm’ junto à Mata Atlântica, considerando a partir disto a floresta Amazônica como sendo não monofilética (Fig. 14).

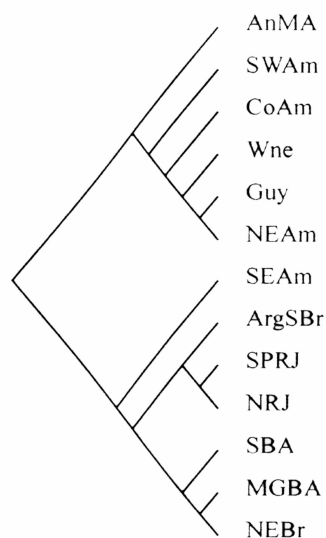


Figura 14: Relacionamento histórico entre áreas endêmicas menores dos componentes Noroeste e Sudeste [modificado de Amorim e Pires (1996)]. Retirado de Sigrist (2006).

Apesar do relacionamento próximo entre o *Sudeste da Amazônia* e o *Sudoeste da Amazônia*, o clado por elas formado neste BPA mostrou pouco suporte, o qual se baseou em um único táxon homoplástico (Fig. 8), sugerindo que o relacionamento entre estas duas áreas não foi resolvido nessa análise. É importante destacar também que embora ‘SEAm’ e ‘SWAm’ estejam como áreas-irmãs, a Amazônia continua não constituindo um agrupamento monofilético.

Com relação ao relacionamento interno entre as áreas que formam o componente Atlântico, não foi possível uma clara definição a seu respeito. Em geral o mesmo diferiu do apresentado por Amorim e Pires (1996) (Figs. 8 e Fig. 14). A dicotomia inicial separando

norte e sul não foi estabelecida como na análise anterior, mostrando-se obscurecida pela formação de um relacionamento politômico entre o *Norte do Rio de Janeiro* (NRJ) e os outros dois clados [(NEBR + SBA) e (MGBA (SPRJ + ArgSBR))] formados na base do cladograma.

O que chama a atenção neste componente são as posições definidas para as áreas ‘NRJ’ e ‘MGBA’. O agrupamento da área *Minas Gerais e Bahia* (MGBA) mais próxima ao clado formado por *São Paulo e Rio de Janeiro* (SPRJ) e a área *Argentina e Sul do Brasil* (ArgSBR) (Fig. 8) é incongruente com o original (Fig. 14). Entretanto o relacionamento encontrado para essas áreas foi determinado também pelo trabalho de Sigrist (2006) analisando as áreas dentro do componente Atlântico, além de apresentar congruência com os resultados de Silva *et al.* (2004) para o agrupamento (SPRJ + ArgSBR). Nesse trabalho os autores estudaram áreas endêmicas em pássaros, delimitando regiões um pouco diferenciadas na floresta Atlântica que as adotadas nesse BPA.

Com relação à área *Norte do Rio de Janeiro*, é possível concluir que seu posicionamento deve ser alterado conforme outros táxons possam ser adicionados em uma análise posterior. Isto se evidencia pelo seu posicionamento politômico em relação às demais áreas. Amorim e Pires (1996) definiram-na dentro do componente Atlântico Sul formando um clado monofilético com a área ‘SPRJ’ (Fig. 14).

Apesar da falta de resolução interna envolvendo as áreas do componente Atlântico nessa análise, as mesmas apresentaram-se monofiléticas.

Enfim, as análises realizadas sob a classificação de Amorim e Pires (1996), de acordo com a distribuição de *Sepedonea*, obtiveram congruência limitada com a proposta original de relacionamento realizada a partir de dípteros nematóceros e primatas.

Com isso as áreas endêmicas propostas por Morrone (2001a; 2006) também foram utilizadas neste trabalho. A partir dessa classificação torna-se possível acessar relacionamentos envolvendo ambientes xéricos (sub-região Chaquenha) e os demais na região. Embora *Sepedonea* habite caracteristicamente ambientes úmidos, algumas de suas espécies apresentam registro em áreas abertas, ocorrendo provavelmente em enclaves de floresta (APÊNDICES 1 e 2 – Capítulo 1).

O primeiro BPA considerando a classificação de Morrone encontra-se na figura 9. Nesta análise as sub-regiões Chaquenha e Paranaense apareceram como áreas-irmãs com sua monofilia bem suportada através da existência de oito componentes sinapomórficos entre as duas. Uma politomia basal entre esse clado monofilético e as outras duas sub-regiões foi estabelecida, de forma que não foi possível hipotetizar o relacionamento existente entre os mesmos. A falta de resolução relativa ao posicionamento das sub-regiões Caribenha e

Amazônica em relação ao clado formado pelas outras duas sub-regiões deve-se provavelmente à escassez de espécies de *Sepedonea* em ambas, contrapondo-se a uma maior concentração de distribuição conhecida para as sub-regiões Chaquenha e Paranaense (observar mapas de distribuição no primeiro capítulo – APÊNDICE 2).

Apesar da ausência de definição observada na base deste cladograma, Morrone (2006) destacou evidências com relação à sub-região Caribenha como área-irmã das demais na região Neotropical. Ron (2000) tem suportado previamente esta idéia estudando a distribuição de grupos vertebrados, da mesma forma que Nihei e Carvalho (2007) através do padrão encontrado para o gênero *Polietina* (Diptera, Muscidae). A partir disso, é possível concluir que o relacionamento demonstrado em uma das 2 árvores mais parcimoniosas obtidas antes do consenso estrito [(Caribenha (Amazônica (Chaquenha + Paranaense)))] possa na realidade, ser o resultado que mais se aproxime da verdade.

O clado (Chaquenha + Paranaense) por sua vez, tem encontrado suporte no trabalho de Nihei e Carvalho (2007), a partir da mesma delimitação de áreas na região utilizada nessa análise.

Na sequência, buscou-se então solucionar a politomia encontrada na última análise com a realização de outro BPA primário a partir da proposta de Nihei e Carvalho (2007) para áreas endêmicas na região Neotropical (Fig. 10). Nesse estudo os autores combinam as classificações de Amorim e Pires (1996) e Morrone (2001a; 2006) sugerindo a sub-região Amazônica compostamente formada pelas áreas menores: *Noroeste* (NWAm) e *Sudeste* (SEAm). A possibilidade desta divisão constituir um modelo mais explicativo aos padrões da região é discutida no trabalho.

O resultado obtido mostrou um relacionamento entre áreas mais resolvido que o do BPA anterior. Contudo, foi ainda incongruente com Nihei e Carvalho (2007) e Amorim e Pires (1996) em relação à posição da área ‘SEAm’. A mesma estabeleceu-se como área-irmã das demais nesse estudo ao passo que aqueles autores a encontraram mais proximamente relacionada às áreas relativas às sub-regiões Chaquenha e Paranaense (Figs. 10 e 15).

Embora nesse ponto o presente trabalho e o de Nihei e Carvalho (2007) tenham diferido, o *Noroeste da Amazônia* (NWAm) formando um clado com a sub-região Caribenha assim como o agrupamento das sub-regiões Chaquenha e Paranaense são resultados similares entre as duas análises (Figs. 10 e 15).

Assim, o agrupamento de áreas formadas por floresta Atlântica e áreas compondo a chamada “diagonal de formações abertas”, continuou a ser corroborada nessa análise. Para a relação de proximidade entre áreas no extremo norte da região Neotropical (sub-região

Caribenha) e *Noroeste da Amazônia* definida nesse BPA, suporte prévio tem sido estabelecido por outros trabalhos (Amorim & Pires 1996; Camargo 1996; Camargo & Moure 1996; Marks *et al.* 2002; Sigrist 2006).

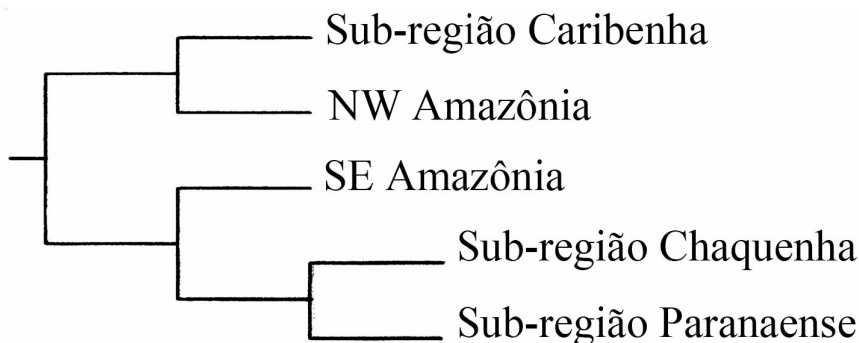


Figura 15: Relacionamento entre áreas na região Neotropical [modificado de Nihei e Carvalho (2007)]. Sub-região Amazônica dividida de acordo com proposição original de Amorim e Pires (1996): SE Amazônia e NW Amazônia.

A floresta Amazônica continuou não constituindo uma unidade monofilética (Fig. 10).

Seguindo-se a sequência de análises realizadas, foi então construído um BPA primário a partir das mesmas áreas utilizadas na figura 10, porém agora o *Noroeste da Amazônia* (NWAm) foi dividido em: ‘NAM’ e ‘SWAm’ (Amorim & Pires 1996) (Fig. 11). O resultado obtido foi semelhante ao do BPA anterior. Com esta análise foi possível concluir, entretanto, que dentro do componente amazônico a área ‘NAM’ é a que se mostra mais próxima da sub-região Caribenha, como já observado com os os BPAs utilizando Amorim e Pires (1996). O *Sudoeste da Amazônia* (SWAm) nesse caso, mostrou-se como área imediatamente basal em relação ao clado ((NAM + Caribenha) (Chaquenha + Paranaense)).

Para finalizar as análises, um BPA em que as sub-regiões Chaquenha e Paranaense foram divididas em suas respectivas províncias biogeográficas (Morrone 2001a; 2006) partindo-se do conjunto de áreas analisado no BPA anterior, foi realizado (Fig. 12 c). Com essa análise buscou-se investigar as relações mais específicas entre os biomas constituintes destas duas sub-regiões, além de testar o relacionamento de áreas-irmãs já encontrado para as duas.

Os relacionamentos envolvendo as áreas do componente Amazônico e também a sub-região Caribenha foram mantidos em relação à análise anterior. Já o relacionamento de áreas-irmãs entre as sub-regiões Chaquenha e Paranaense mostrado pelas análises 9, 10 e 11 ficou

obscurecido pela politomia basal constituída neste clado, embora as províncias de ambas tenham formado um agrupamento monofilético (Fig. 12 c).

Essa falta de resolução agrupando províncias das sub-regiões Chaquenha e Paranaense em um clado politômico, certamente pode estar associada aos indivíduos de *Sepedonea* dependentes de vegetação úmida que se distribuem em áreas abertas. Para o Cerrado em especial, Porzecanski e Cracraft (2005) concluíram que a presença de espécies dependentes de floresta na região, seria o principal fator influenciando o resultado politômico envolvendo a floresta Atlântica e as áreas áridas da América do Sul (Cerrado, Chaco e Caatinga) em seu estudo. O agrupamento das regiões do Chaco, Cerrado e Caatinga com o clado formado pelas áreas de ambiente úmido na presente análise sugere ainda que a sub-região Chaquenha seja na realidade uma unidade composta, não natural (Sigrist 2006).

A divisão das sub-regiões Chaquenha e Paranaense em áreas endêmicas menores, também alterou a hipótese de monofilia das áreas de floresta Atlântica. Nesse caso a província do Pampa agrupou-se com aquelas formadoras da sub-região Paranaense (Fig. 12 c).

A província do Pampa tem sido comumente relacionada com as demais áreas constituintes da “diagonal de formações abertas” ocorrentes no centro da América do Sul, o que faz com que o resultado encontrado seja considerado inconveniente (Morrone 2001a; 2006). A existência de indivíduos de *Sepedonea* em áreas correspondentes ao bioma dos Pampas gerou o agrupamento dessa província com os ambientes úmidos definido nesse BPA. Isso porque, da mesma forma que anteriormente comentado, essas espécies devem ocorrer nessa área em enclaves de floresta úmida. Afirmação que por sua vez, se torna plausível pelo fato de a região dos Pampas constituir um mosaico de elementos bióticos provenientes das províncias do Monte e do Chaco, além das florestas Atlântica e Paranaense (Porzecanski & Cracraft 2005; Morrone 2006).

A importância das Matas de Galeria tanto como ‘rotas de dispersão’ como na manutenção da diversidade de espécies ligadas a ambientes úmidos existentes em biomas abertos tem sido destacada em estudos envolvendo variados grupos de organismos (Redford & Fonseca 1986; Silva 1995; Johnson *et al.* 1999; Sigrist 2006). Entretanto, é esperado que táxons que apresentem tal característica de distribuição acabem por obscurecer os verdadeiros padrões existentes. Isso porque eles são esperados ocorrer dessa forma nesses ambientes secos por motivos de dispersão em tempos relativamente mais recentes a partir de ambientes de vegetação fechada, não sendo assim resultado de eventos vicariantes mais antigos. Nesse sentido, Sigrist (2006) chama a atenção para a necessidade de distinção entre os padrões biogeográficos referentes especificamente aos organismos de cada ambiente, além da

importância de se despendar maiores cuidados sempre que táxons com esta característica de distribuição sejam envolvidos em análises de biogeografia.

Ao se observar especificamente as 2 árvores mais parcimoniosas obtidas antes do consenso estrito, nesta análise (Figs. 12 a e b), a falta de resolução envolvendo o relacionamento das sub-regiões Chaquenha e Paranaense torna-se evidente pela incongruência de resultados mostrados por ambas as árvores. A árvore 2 (Fig. 12 b), entretanto, pode ser tomada como a mais próxima da realidade nesse caso por agrupar separadamente as províncias da sub-região Paranaense em relação as da sub-região Chaquenha. Embora a sub-região Chaquenha mostre-se ainda não monofilética nesta árvore.

Enfim, os resultados deste estudo em geral não mostraram congruência com as propostas originais, embora para alguns relacionamentos a mesma tenha sido obtida. Nesse ponto pode-se destacar o BPA resultante a partir da proposta de Nihei e Carvalho (2007) (Fig. 10), o qual se mostrou incongruente especificamente com relação a uma única área do relacionamento original. A importância da classificação sugerida por estes autores está na associação realizada entre as duas classificações foco de estudo neste trabalho, colocando as áreas de Amorim e Pires (1996) em um modelo biogeográfico mais geral que pode ser aplicado a padrões distribucionais mais abrangentes na região Neotropical (Nihei & Carvalho 2007).

Apesar de em biogeografia cladística a idéia central envolver explicações gerais (vicariância) como justificativa à padrões biogeográficos generalizados, a história biogeográfica envolvendo as áreas e os organismos nela distribuídos são na realidade bem mais complexas do que o esperado na simples busca de padrões congruentes. As filogenias das espécies são predominantemente divergentes entre os organismos ao passo que os relacionamentos entre as áreas geográficas são comumente reticulados, apresentando repetidos episódios de conexão e desconexão entre elas (Donoghue & Moore 2003). A região Neotropical representa um bom exemplo desse padrão biogeográfico intrincado, apresentando através de vários estudos, hipóteses diferenciadas de relacionamento entre áreas endêmicas, as quais por sua vez se relacionam com diferentes propostas explicativas (Cracraft & Prum 1988; Prum 1988; Amorim & Pires 1996; Silva & Oren 1996; Bates *et al.* 1998; Morrone & Coscarón 1998; Ron 2000; Marks *et al.* 2002; Porzecanski & Cracraft 2005; Bortolanza *et al.* 2006; Hubert & Renno 2006; Nihei & Carvalho 2007).

Partindo do exposto no parágrafo acima, conclui-se que uma história única relacionada com a atual distribuição dos organismos na região Neotropical possa ser improvável. Bates *et al.* (1998) já haviam destacado tal afirmação ao encontrar relacionamento entre áreas

incongruente com topologias prévias hipotetizadas na região. Assim o padrão aqui encontrado para *Sepedonea* não obrigatoriamente deve ser congruente com classificações mais gerais anteriormente estabelecidas, por não ter relação com os mesmos eventos envolvidos na diversificação dos grupos utilizados na determinação daqueles padrões. Ou seja, a incongruência encontrada provavelmente resultou de episódios de diferentes idades ocorridos na região (pseudoincongruência) (Bortolanza *et al.*, 2006).

Por esse motivo, a inclusão da informação temporal, na forma mais precisa de tempo de diversificação inferido a partir de filogenias moleculares, neste tipo de estudo poderá enormemente facilitar a conexão entre padrões biogeográficos e as reais causas que o determinaram. Dessa forma padrões incongruentes relativos à biota neotropical serão mais facilmente esclarecidos, já que hipóteses de explicação inicialmente especulativas o deixarão de ser (Donoghue & Moore 2003).

Outro ponto que não pode ser negligenciado nessa parte da discussão se trata ainda da possibilidade de registro incompleto de distribuição como um fator predominante influenciando as incongruências encontradas. Gêneros de Sciomyzidae têm sido fracamente estudados sob um ponto de vista das chamadas pesquisas básicas na região Neotropical. Isto se evidencia pelo fato de *Sepedonea* juntamente com *Thecomyia* Perty e *Protodictya* Malloch serem os únicos gêneros que se distribuem na região com revisão taxonômica já realizada (Freidberg *et al.* 1991; Marinoni & Knutson 1992; Marinoni *et al.* 2003). Com isso é possível que locais onde espécies ou indivíduos de determinada espécie não ocorram, na realidade representem a sua não documentação na região, o que obviamente acabaria ocasionando ‘ruídos’ em análises de biogeografia cladística. Certamente maiores esforços de coleta são ainda necessários para que um conhecimento mais detalhado sobre a distribuição de espécies desta família no Neotrópico exista. Logo o mesmo pode ser válido especificamente para o gênero estudado.

Portanto as inferências sobre a história biogeográfica de *Sepedonea* feitas neste estudo com relação à sua diversificação na região Neotropical não podem ser consideradas conclusivas. Apenas à medida que mais táxons da família Sciomyzidae, em especial aqueles proximamente relacionados com o gênero, forem sendo adicionados nesta análise, além de estudos moleculares (relógios moleculares) e de levantamento faunístico enfocando *Sepedonea* e Sciomyzidae de um modo geral, é que hipóteses definitivas poderão então ser assumidas sobre o assunto.

5.2. O “status” híbrido ou monofilético das florestas Atlântica e Amazônica

A questão histórica tratando do caráter composto ou não das duas maiores formações florestais da região Neotropical constitui um ponto discutido nos últimos anos por intermédio de trabalhos biogeográficos visando estabelecer o relacionamento entre áreas endêmicas pré-estabelecidas tanto em regiões contendo floresta Amazônica quanto mata Atlântica (Cracraft 1985; Cracraft & Prum 1988; Prum 1988; Amorim & Pires 1996; Bates *et al.* 1998; Ron 2000; Morrone 2001a; 2006; Marks *et al.* 2002; Sigrist 2006; Nihei & Carvalho 2007). Dentro desta questão, conhecer o fator histórico envolvido com a implementação dos padrões atuais de distribuição e diversidade nestes dois biomas (mas não apenas nestes), faz-se importante justamente para que seus conteúdos biológicos possam ser mais profundamente compreendidos e consequentemente melhor preservados. A partir do momento em que se entende a complexidade dos eventos envolvidos na determinação dos padrões biogeográficos atuais e ainda que anos foram necessários para que os mesmos se constituíssem da forma como hoje se encontram é que se aprende o imenso valor que tais ambientes representam na manutenção da vida biológica.

Nesse sentido, as análises realizadas no presente estudo estabeleceram a floresta Amazônica como uma unidade não natural, como se observa em todos os BPAs desenvolvidos. A floresta Atlântica diferentemente, mostrou-se monofilética com exceção apenas da última análise (Fig. 12 c). Resultado que, por sua vez, foi discutido como sendo decorrência de “ruídos” ocasionados pelo padrão de distribuição de *Sepedonea* (ver discussão no tópico anterior).

Diversos trabalhos previamente têm corroborado a Amazônia como de fato uma unidade não natural (Cracraft & Prum 1988; Prum 1988; Amorim & Pires 1996; Camargo 1996; Carvalho 1999; Marks *et al.* 2002; Camargo & Pedro 2003; Goldani & Carvalho 2003; Bortolanza *et al.* 2006; Nihei & Carvalho 2007). Contudo essa hipótese nem sempre tem sido prevalente na totalidade dos trabalhos que de alguma forma buscam resposta a esta questão. Certos estudos, vale ressaltar que em menor número, tem suportado esta floresta como tendo uma origem única (Silva & Oren 1996; Bates *et al.* 1998).

Com relação à floresta Atlântica a mesma dualidade de propostas se repete. Enquanto este trabalho a corrobora como sendo monofilética, o que tem sido suportado por Amorim e Pires (1996), Bates *et al.* (1998), Costa *et al.* (2000) e Sigrist 2006, outros estudos a determinam ainda como sendo uma unidade não natural (Cracraft & Prum 1988; Prum 1988; Costa 2003; Nihei & Carvalho 2007; Santos *et al.* 2007). Nos trabalhos em que esta última

situação foi determinada, alguma sub-área da região foi encontrada como estando mais intimamente relacionada com áreas da Amazônia.

Essa contrariedade de hipóteses existentes demonstra a complexidade histórica da região como já discutido na sessão anterior. Diferentes processos têm sido propostos na tentativa de explicar os diversos padrões encontrados no Neotrópico, tais como: barreiras riverinas; hipótese dos refúgios; transgressões marinhas entre outros (para revisão ver Haffer 1997). Esse fator associado à provável indicação de que nem todos os táxons tenham se diversificado ao mesmo tempo [pseudocongruência e pseudoincongruência (Donoghue & Moore 2003)] corrobora a idéia de que um padrão biogeográfico único e simples explicando a totalidade da biota neotropical não exista (Bates *et al.* 1998; Costa 2003). Inferência que pode portanto, ser assumida como possível explicação aos resultados contraditórios existentes quanto à monofilia ou não dos biomas em questão.

Nesse contexto, entretanto, não se exclui a possibilidade de que padrões similares de fato no tempo e no espaço existam, como teoricamente assumido pela biogeografia cladística. Isso demarca a crescente necessidade de que a informação temporal seja incluída neste tipo de estudo para que os padrões esperados pela biogeografia cladística possam ser encontrados sem que qualquer tipo de confusão seja estabelecida entre os resultados. Dessa forma padrões comparáveis poderão ser confrontados com uma maior confiabilidade, além de permitir associações mais objetivas destes com eventos geológicos pré-definidos.

Este trabalho adicionou uma peça a mais nesse quebra-cabeça que já vem sendo construído ao longo das últimas décadas na região Neotropical. Com certeza à medida que mais padrões característicos da região forem sendo estudados, em associação aos avanços trazidos pelas técnicas da biologia molecular (relógios moleculares) e a adição de informações geológicas, paleontológicas e paleoclimáticas, padrões biogeográficos mais concretos envolvidos com a história evolutiva da região assim como das duas maiores formações tratadas nesta sessão poderão ser passo a passo definidos.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A região Neotropical representa um ponto referencial para estudos que busquem compreender os padrões de distribuição de sua biota. A acentuada perda de biodiversidade ocorrida ao longo do último século, a qual ainda persevera, destaca essa questão. Nesse contexto, os métodos presentes dentro da biogeografia histórica são poderosas ferramentas possíveis de serem aplicadas na busca de tal propósito.

O estudo do relacionamento entre áreas endêmicas possui importância promissora na tentativa de desvendar a história envolvida com o estabelecimento da atual estrutura biótica nos diversos biomas neotropicais. Nesse ponto o método do BPA apresenta a vantagem (em relação a outros métodos que utilizam unicamente o padrão distribucional) de incorporar informações relacionadas com a história evolutiva das linhagens habitantes da região (Sigrist 2006).

Apesar de o presente trabalho não oferecer resultados que possam ser considerados como padrões generalizados para o Neotrópico, pois o fator temporal não foi incluído, o mesmo veio adicionar uma “peça” a mais ao “quebra- cabeça” que já vem sendo construído ao longo dos últimos anos na região.

Com relação à floresta Atlântica este estudo encontrou indícios de uma origem única. Em oposição, para a floresta Amazônica a monofilia não foi confirmada. Estes resultados apresentaram congruência com padrões anteriores definidos a partir de táxons diversos, ainda que para a não monofilia da região Amazônica essa congruência não necessariamente seja com relação a mesma área.

A partir deste estudo foi possível concluir ainda que a região Neotropical apresenta história biogeográfica bem mais complexa que o esperado na simples busca de padrões congruentes e que para que haja um entendimento mais claro sobre os relacionamentos entre suas áreas, são necessários ainda que informações a mais se tornem disponíveis e sejam consideradas em estudos que a enfoquem. Dentro dessa questão, informações mais precisas sobre tempo de diversificação, inferidas através de relógios moleculares são de fundamental importância.

Finalizando, o gênero focado no estudo mostrou-se informativo para as análises. Contudo a necessidade de maiores esforços de coleta objetivando um conhecimento mais detalhado sobre a distribuição de suas espécies assim como da família a que pertence foi evidenciada pelos resultados obtidos a partir dos dados de distribuição analisados.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abercrombie, J. & Berg, C.O. (1978) Malacophagous Diptera of South America: biology and immature stages of *Dictyodes* (Sciomyzidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 22, 23–32.
- Amorim, D.S. & Pires, M.R.S. (1996) Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. In: Bicudo, C.E.M. & Menezes, N.A. (Eds), *Biodiversity in Brazil, a first approach*. CNPq, São Paulo, pp. 183–219.
- Andrade-Lima, D. (1964) Contribuição à dinâmica da flora do Brasil. *Arquivos do Instituto Ciências da Terra*, 2, 15–20.
- Bates, J.M., Hackett, S.J. & Cracraft, J. (1998) Area-relationships in the Neotropical lowlands: an hypothesis based on raw distributions of passerine birds. *Journal of biogeography*, 25, 783–793.
- Berg, C.O. (1953) Sciomyzid larvae (Diptera) that feed on snails. *Journal of Parasitology*, 39, 630–636.
- Berg, C.O. (1973) Biological control of snail-borne diseases: a review. *Experimental Parasitology*, 33, 318–330.
- Bigarella, J.J., Andrade-Lima, D. & Riehs, P.J. (1975) Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 47, 411–464.
- Bortolanza, M., Carvalho, C.J.B. & Lara, A.P.C. (2006) A new species of *Coenosopsia* Malloch (Diptera, Anthomyiidae) from southern Brazil and a reappraisal of the cladistic relationships of the genus. *Zootaxa*, 1242, 37–52.
- Brooks, D.R. (1981) Hennig's parasitological method: A proposed solution. *Systematic Zoology*, 30, 229–249.
- Brooks, D.R. (1985) Historical ecology: a new approach to studying the evolution of ecological associations. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72, 660–680.
- Brooks, D.R. (1990) Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: Methodological and theoretical update. *Systematic Zoology*, 39, 14–30.
- Brooks, D.R. & McLennan, D.A. (1991) *Phylogeny, Ecology and Behavior*. The University of Chicago Press, Chicago, 434 pp.
- Brooks, D.R., Van Veller, M. & MacLennan, D.A. (2001) How to do BPA, really. *Journal of Biogeography*, 28, 343–358.

- Camargo, J.M.F. (1996) Meliponini neotropicais (Apinae, Apidae, Hymenoptera): biogeografia histórica. *Anais do Encontro Sobre Abelhas de Ribeirão Preto (Ribeirão Preto, USP)*, 2, 107–121.
- Camargo, J.M.F. & Moure, J.S. (1996) Meliponini neotropicais: o gênero *Geotrigona* Moure, 1943 (Apinae, Apidae, Hymenoptera), com especial referência à filogenia e biogeografia. *Arquivos de Zoologia*, 33, 95–161.
- Camargo, J.M.F. & Pedro, S.R.M. (2003) Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae) – bionomia e biogeografia. *Revista Brasileira de Entomologia*, 47, 311–372.
- Carvalho, C.J.B. (1999) Revision, cladistics and biogeography of the Neotropical genus *Souzalopesmyia* Albuquerque (Diptera: Muscidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 101, 123–137.
- Costa, L.P., Leite, Y.L.R., Fonseca, G.A.B.d. & Fonseca, M.T.d. (2000) Biogeography of South American forest mammals: endemism and diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica*, 32, 872–881.
- Costa, L.P. (2003) The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*, 30, 71–86.
- Cracraft, J. (1985) Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. In: Buckley, P.A., Foster, M.S., Morton, E.S., Ridgely R.S. & Buckley F.G. (Eds), *Neotropical ornithology*. Ornithological Monographs 36. The American Ornithologists' Union, Washington, D.C., pp. 49–84.
- Cracraft, J. & Prum, R.O. (1988) Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution*, 42, 603–620.
- Craw, R.C. (1988) Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Systematic Zoology*, 37, 291–310.
- Croizat, L. (1958) *Panbiogeography*. Published by the author, Caracas, Venezuela.
- Croizat, L. (1964) *Space, time, form: the biological synthesis*. Published by the author, Caracas, Venezuela.
- Donoghue, M.J. & Moore, B.R. (2003) Toward an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology*, 43, 261–270.
- Ebach, M.C. & Morrone, J.J. (2005) Forum on historical biogeography: What is cladistic biogeography? *Journal of Biogeography*, 32, 2179–2183.

- Freidberg, A., Knutson, L. & Abercrombie, J. (1991) A revision of *Sepedonea*, a Neotropical genus of Snail-killing flies (Diptera: Sciomyzidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 506, 1–48.
- Goldani, A. & Carvalho, G.S. (2003) Análise de parcimônia de endemismo de cercopídeos neotropicais (Hemíptera, Cercopidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 47, 437–442.
- Goloboff, P.A. (1993) *NONA, version 2.0*. Program and documentation distributed by the author.
- Haffer, J. (1997) Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity and Conservation*, 6, 451–476.
- Harold, A.S. & Mooi, R.D. (1994) Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology*, 43, 261–266.
- Hubert, N. & Renno, J-F. (2006) Historical biogeography of South American freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, 33, 1414–1436.
- Humphries, C.J. & Parenti, L.R. (1999) *Cladistic biogeography: interpreting patterns of plant and animal distributions*. Oxford University Press, New York.
- Johnson, M.A., Saraiva, P.M. & Coelho, D. (1999) The role of gallery forests in the distribution of Cerrado Mammals. *Revista Brasileira de Biologia*, 59, 421–427.
- Knutson, L. & Brecht, A. (1976) Two new Species of Snail-Killing flies from West-central Brazil (Diptera: Sciomyzidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 30, 113–118.
- Knutson, L.V. & Vala, J-C. (2002) An evolutionary scenario of Sciomyzidae and Phaeomyiidae (Diptera). *Annales de la Société Entomologique de France*, 38, 145–162.
- Latreille, P.A. (1804) Tableau Méthodique des Insectes. In: Société de Naturalistes et d'Agriculteurs. *Appliquée aux Arts, Principalement à l'Agriculture et à l'Economie Rurale et Domestique*. pp. 129–200.
- Marinoni, L. & Knutson, L. (1992) Revisão do gênero neotropical *Protodictya* Malloch, 1933 (Diptera, Sciomyzidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 36, 25–45.
- Marinoni, L. & Mathis, W.N. (2006) A cladistic analyses of the Neotropical genus *Sepedonea* Steyskal (Diptera: Sciomyzidae). *Zootaxa*, 1236, 37–52.
- Marinoni, L., Steyskal G.C. & Knutson, L.V. (2003) Revision and cladistic analysis of the Neotropical Genus *Thecomyia* Perty (Diptera: Sciomyzidae). *Zootaxa*, 191, 1–36.
- Marks, B.D., Hackett, S.J. & Capparella, A.P. (2002) Historical relationships among Neotropical lowland forest areas of endemism as determined by mitochondrial DNA

- sequence variation within the Wedge-billed Woodcreeper (Aves: Dendrocolaptidae: (*Glyphorynchus spirurus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 24, 153–167.
- Morrone, J.J. (1994) On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43, 438–441.
- Morrone, J.J. (2001a) Biogeografía de América Latina y el Caribe. *M & T – Manuales & Tesis SEA*, Zaragoza, 148pp.
- Morrone, J.J. (2001b) *Sistemática, Biogeografía, Evolución: los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio*. Las prensas de Ciências, Facultad de Ciências, UNAM, 124pp.
- Morrone, J.J. (2001c) Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and distributions*, 7, 297–300.
- Morrone, J.J. (2004) Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48, 149–162.
- Morrone, J.J. (2005) Cladistic biogeography: identity and place. *Journal of Biogeography*, 32, 1281–1286.
- Morrone, J.J. (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on Panbiogeographic and Cladistic analysis of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, 51, 467–494.
- Morrone, J.J. & Carpenter, J.M. (1994) In search of a method for cladistic biogeography: An empirical comparison of component analysis, brooks parsimony analysis, and three-area statements. *Cladistics*, 10, 99–153.
- Morrone, J.J. & Crisci, J.V. (1995) Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26, 373–401.
- Morrone, J.J. & Coscarón, M.C. (1988) Cladistics and biogeography of the assassin bug genus *Rasahus* Amyot & Serville (Heteroptera: Reduviidae: Peiratiinae). *Zoologische Mededelingen Leiden*, 72, 73–87.
- Neff, S.E. (1964) Snail-killing sciomyzid flies: application in biological control. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie*, 15, 933–939.
- Nelson, G. & Platnick, N.I. (1981) *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York, 567pp.
- Nihei, S.S. & Carvalho, C.J.B. (2005) Distributional patterns of the Neotropical fly genus *Polietina* Schnabl & Sziedzicki (Diptera, Muscidae): a phylogeny-supported analysis using panbiogeographic tools. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 45, 313–326.

- Nihei, S.S. & Carvalho, C.J.B. (2007) Systematics and biogeography of *Polietina* Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): Neotropical area relationships and Amazonia as a composite area. *Systematic Entomology*, 32, 477–501.
- Nixon, K.C. (2002) *WINCLADA*. Program and documentation distributed by the author.
- Nores, M. (1999) An alternative hypothesis for the origin of Amazonian bird diversity. *Journal of Biogeography*, 26, 475–485.
- Steyskal, G.C. (1973) A new classification of the *Sepedon* Group of the family Sciomyzidae (Diptera) with two new genera. *Entomological News*, 84, 143–146.
- Page, R.D.M. (1988) Quantitative cladistic biogeography: Constructing and comparing area cladograms. *Systematic Zoology*, 37, 254–270.
- Patton, J.L., Silva, M.N.F. & Malcolm, J.R. (1994) Gene genealogy and differentiation among arboreal spiny rats (Rodentia: Echimyidae) of the Amazon Basin: a test of the riverine barrier hypothesis. *Evolution*, 48, 1314–1323.
- Pinto-da-Rocha, R., Silva, M.B. & Bragagnolo, C. (2005) Faunistic similarity and historic biogeography of the harvestmen of southern and southeastern Atlantic rain Forest of Brazil. *Journal of Arachnology*, 33, 290–299.
- Platnick, N. & Nelson, G. (1988) Spanning tree biogeography: shortcut, detour or dead-end? *Systematic zoology*, 37, 410–419.
- Porzecanski, A.L. & Cracraft, J. (2005) Cladistic Analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *Journal of Biogeography*, 32, 261–275.
- Posadas, P., Crisci, J.V. & Katinas, L. (2006) Historical biogeography: A review of its basic concepts and critical issues. *Journal of Arid Environments*, 66: 389–403.
- Prum, R.O. (1988) Historical relationships among avian forest areas of endemism in the Neotropics. *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici*, 19, 2562–2572.
- Quijano-Abril, M.A., Callejas-Posada, R. & Miranda-Esquivel, D.R. (2006) Areas of endemism and distribution patterns for Neotropical *Piper* species (Piperaceae). *Journal of Biogeography*, 33, 1266–1278.
- Redford, K.H. & Fonseca, G.A.B. (1986) The role of gallery forests in the zoogeography of the Cerrado's non-volant mammalian fauna. *Biotropica*, 18, 126–135.
- Rizzini, C.T. (1963) Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia*, 25, 1–64.

- Ron, S.R. (2000) Biogeographic area relationship of lowland neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biological Journal of Linnean Society*, 71, 379–402.
- Rosen, D.E. (1976) A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Zoology*, 24, 431–464.
- Rosen, D.E. (1978) Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*, 27, 159–188.
- Santos, A.M.M, Cavalcanti, D.R., Silva, J.M.C. & Tabarelli, M. (2007) Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. *Journal of Biogeography*, 34, 437–446.
- Sigrist, M.S. (2006) *Áreas de endemismo na América do Sul e seus relacionamentos históricos: Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE) e Análise de Parcimônia de Brooks (BPA)*. Trabalho de Monografia apresentado à disciplina BZ027, Estágio em Zoologia, como requisito para obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.
- Silva, J.M.C. (1995) Birds of the Cerrado Region, South America. *Steenstrupia*, 21, 69–92.
- Silva, J.M.C. & Oren, D.C. (1996) Application of the parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biological Journal of the Linnean Society*, 59, 427–437.
- Silva, J.M.C., Sousa, M.C. & Castelletti, C.H.M. (2004) Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic forest, South America. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 85–92.
- Van Veller, M.G.P., Kornet, D.J. & Zandee, M. (2000) Methods in vicariance biogeography: assessment of the implementations of assumptions zero, 1 and 2. *Cladistics*, 16, 319–345.
- Van Veller, M.G.P., Kornet, D.J. & Zandee, M. (2002) *A Posteriori* and *a Priori* Methodologies for testing hypotheses of causal processes in vicariance biogeography. *Cladistics*, 18, 207–217.
- Wallace, A.R. (1852) On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 20, 107–110.
- Wiley, E.O. (1988) Parsimony Analysis and Vicariance Biogeography. *Systematic Zoology*, 37, 271–290.
- Zandee, M. & Roos, M.C. (1987) Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics*, 3, 305–332.

APÊNDICE 1

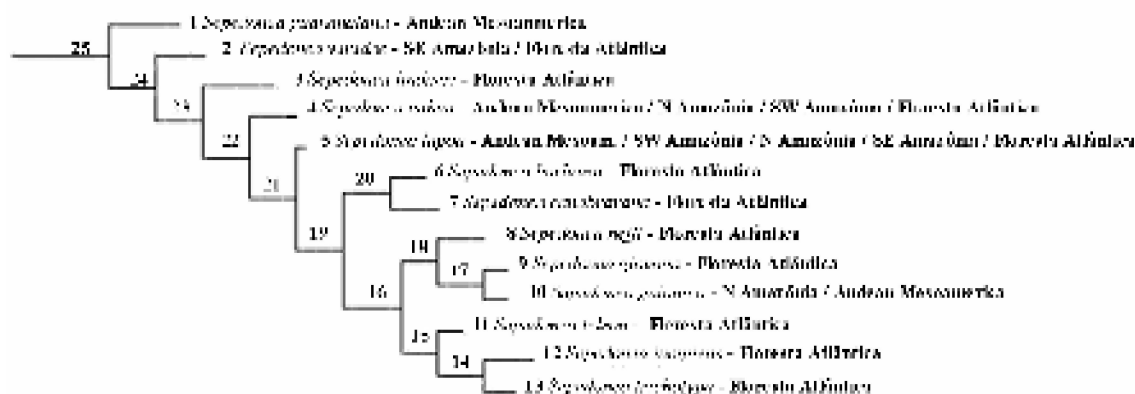


Figura a) Cladograma de táxon-área para a distribuição das espécies de *Sepedonea* na região Neotropical, utilizando a classificação proposta por Amorim e Pires (1996). Floresta Atlântica não dividida. SE Amazônia: Sudeste da Amazônia; N Amazônia: Norte da Amazônia; SW Amazônia: Sudoeste da Amazônia.



Figura b) Cladograma de táxon-área para a distribuição das espécies de *Sepedonea* na região Neotropical, utilizando a classificação proposta por Amorim e Pires (1996). Floresta Atlântica dividida em norte e sul. SE Amazônia: Sudeste da Amazônia; N Amazônia: Norte da Amazônia; SW Amazônia: Sudoeste da Amazônia; N ATL: Norte da Floresta Atlântica; S ATL: Sul da Floresta Atlântica.

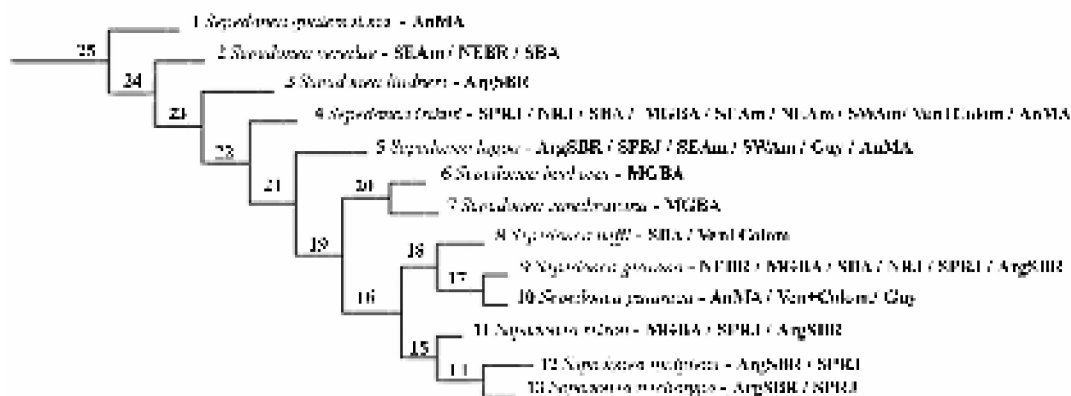


Figura c) Cladograma de táxon-área para a distribuição das espécies de *Sepedonea* na região Neotropical, utilizando a classificação proposta por Amorim e Pires (1996). Componentes Noroeste e Sudeste subdivididos internamente. Componente Noroeste: AnMA – Andes e América Central; Ven+Colom – Venezuela e Colômbia; Guy – Guiana; CoAm – Amazônia Colombiana; WNe – Oeste do Rio Negro; SWAm – Sudoeste da Amazônia; NEAm – Nordeste da Amazônia; Componente Sudeste: SEAm – Sudeste da Amazônia; NEBR – Nordeste do Brasil; MGBA – Minas Gerais e Bahia; SBA – Sul da Bahia; NRJ – Norte do Rio de Janeiro; SPRJ – São Paulo e Rio Janeiro; ArgSBR – Argentina e Sul do Brasil.

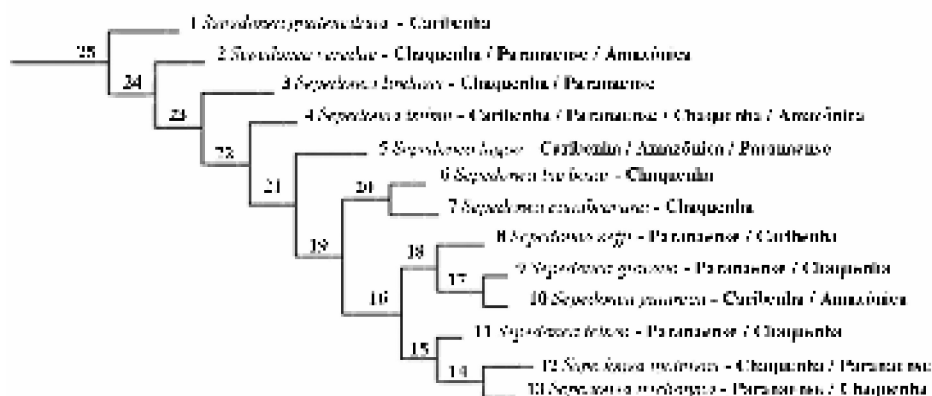


Figura d) Cladograma de táxon-área para a distribuição das espécies de *Sepedonea* na região Neotropical, utilizando a classificação proposta por Morrone (2001a; 2006). Sub-regiões biogeográficas da região Neotropical.

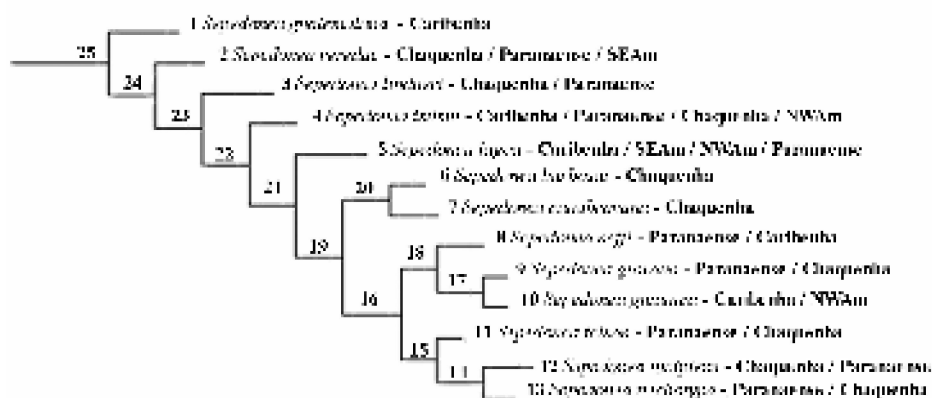


Figura e) Cladograma de táxon-área para a distribuição das espécies de *Sepedonea* na região Neotropical, utilizando a classificação proposta por Morrone (2001a; 2006). Sub-região Amazônica dividida em SEAm: Sudeste da Amazônia e NWAm: Noroeste da Amazônia (Amorim & Pires 1996).



Figura f) Cladograma de táxon-área para a distribuição das espécies de *Sepedonea* na região Neotropical, utilizando a classificação proposta por Morrone (2001a; 2006). Sub-região Amazônica dividida em SEAm: Sudeste da Amazônia; NAM: Noroeste da Amazônia e SWAm: Sudoeste da Amazônia (Amorim & Pires 1996).

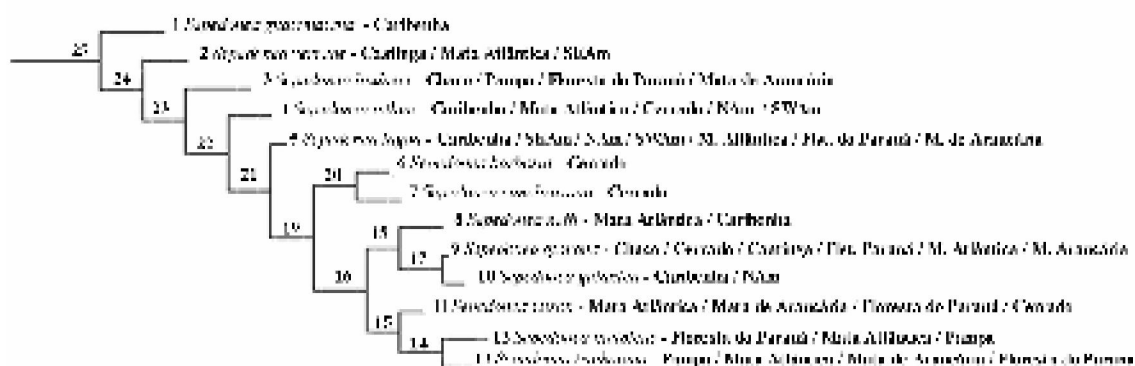


Figura g) Cladograma de táxon-área para a distribuição das espécies de *Sepedonea* na região Neotropical, utilizando a classificação proposta por Morrone (2001a; 2006). Sub-região Amazônica dividida em SEAm, Nam, SWAm (Amorim & Pires 1996); Sub-regiões Paranaense e Chaquenha divididas em suas respectivas províncias. Sub-região Chaquenha: Pampa, Chaco, Cerrado e Caatinga; Sub-região Paranaense: Mata Atlântica, Mata de Araucária e Floresta do Paraná.

APÊNDICE 2

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
ancestralhipotetico	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Andes-Mesoamerica	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
SWAm	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
NAm	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
SEAm	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
ATLnaodivido	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Matriz nº 1: Amorim e Pires (1996) – Floresta Atlântica sem divisão.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
ancestralhipotetico	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Andes-Mesoamerica	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
N Am	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
SW Am	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
SE Am	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
NATL	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
S ATL	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1

Matriz nº 2: Amorim e Pires (1996) – Floresta Atlântica dividida em norte e sul.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
ancestralhipotetico	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
AnMA	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
SW AM	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
CoAm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ven/Colom	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Guy	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
WNe	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
NEAm	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
SEAm	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
NEBR	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
MGBA	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SBA	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
NRJ	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
SPRJ	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
ArgSBR	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1

Matriz nº 3: Amorim e Pires (1996) – Componentes Noroeste e Sudeste subdivididos.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
ancestralhipotetico	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Caribenha	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Amazonica	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Chaquenha	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Paranaense	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1

Matriz nº 4: Morrone (2001a; 2006) – Sub-regiões biogeográficas da região Neotropical.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
ancestralhipotetico	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Caribenha	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
NW Am	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
SE Am	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
Chaquenha	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Paranaense	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1

Matriz nº 5: Morrone (2001a; 2006) – Sub-regiões biogeográficas da região Neotropical. Sub-região Amazônica dividida em Noroeste da Amazônia (NWAm) e Sudeste da Amazônia (SEAm).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
ancestralhipotetico	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Caribenha	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
NAm	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
SWAm	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
SEAm	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
Chaquenha	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Paranaense	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1

Matriz nº 6: Morrone (2001a; 2006) – Sub-regiões biogeográficas da região Neotropical. Sub-região Amazônica dividida em Sudoeste da Amazônia (SWAm), Norte da Amazônia (NAm) e Sudeste da Amazônia (SEAm).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
ancestralhipotetico	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Caribenha	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
NAm	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
SWAm	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
SEAm	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
Caatinga	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Cerrado	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Chaco	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Pampa	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1
Mata atlântica	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Mata de araucaria	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Floresta																									
Paranaense	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1

Matriz nº 7: Morrone (2001a, 2006) – Sub-região Amazônica dividida em Norte da Amazônia (NAm), Sudoeste da Amazônia (SWAm) e Sudeste da Amazônia (SEAm). Sub-regiões Chaquenha e Paranaense divididas em suas respectivas províncias.

CAPÍTULO 3

SUBSÍDIOS PARA TAXONOMIA INTEGRATIVA EM *SEPEDONEA* Steyskal: SUPORTE MOLECULAR À HIPÓTESE MORFOLÓGICA DE ESPÉCIE

RESUMO

A Taxonomia Integrativa busca delimitar as unidades de diversidade da vida (espécies) a partir de perspectivas múltiplas e complementares, sendo o estudo da variação intra e interespecífica o centro dessa ciência. Nesse contexto hipóteses de espécies do gênero *Sepedonea* Steyskal, 1973 (Diptera, Sciomyzidae), delimitadas com base em morfologia, foram testadas e suportadas por dados moleculares. As espécies desse gênero caracterizam-se por uma destacada similaridade morfológica na fase adulta o que torna oportuna a utilização de metodologias diversas que testem as hipóteses morfológicas. Foram utilizadas seqüências do gene mitocondrial Citocromo Oxidase Subunidade I (COI), o qual se mostrou informativo pela detecção de uma variação molecular intra-específica consideravelmente menor em relação aos valores de variação interespecífica. *Sepedonea trichotypa*, *Sepedonea giovana*, *Sepedonea incipiens* e ainda uma espécie do gênero *Sepedomerus* Steyskal, 1973 (Diptera, Sciomyzidae) foram seqüenciadas. Os resultados demonstraram uma distinção pelo menos 11 vezes menor dentro da espécie *Sepedonea trichotypa*, que a definida entre as diferentes espécies acessadas. Os valores de variação estabelecidos encontraram suporte prévio em estudos que objetivam a identificação e descrição das unidades da vida com base em dados moleculares. Ressalta-se com este trabalho a necessidade de que, sempre que possível, fontes diferentes de caracteres sejam abordadas na definição de uma espécie.

PALAVRAS-CHAVE: espécie, morfologia, variação molecular, COI.

ABSTRACT

The Integrative Taxonomy aims to delimit the units of life's diversity (species) from multiple and complementary perspectives, being the intra and interspecific study variation the main point of this science. In this context, hypothesis of *Sepedonea* Steyskal, 1973 species (Diptera, Sciomyzidae), delimited on morphological basis, were tested and supported by molecular data. These species characterize itself by a considerable morphological similarity in the adult stages, showing the importance of using diverse databases that corroborate initial morphological hypothesis. Sequences of the mitochondrial Cytochrome Oxidase Subunit I gene (COI) were utilized. It has been shown to be informative by demonstrate lower intra-specific variation than interspecific variation. *Sepedonea trichotypa*, *Sepedonea giovana*, *Sepedonea incipiens* and a specie of the genus *Sepedomerus* Steyskal, 1973 (Diptera, Sciomyzidae) were sequenced. The results indicated a distinction at least 11 times lower into *Sepedonea trichotypa* than the distinction defined between the different species. The variation values established found support on previous studies that aims identification and description of the units of life based on molecular data. Stand out with the present study the necessity of using diverse datasets to define specie, whenever possible.

KEY-WORDS: specie, morphology, molecular variation, COI.

Introdução

Ao longo dos últimos anos, assuntos relacionados com a descrição e identificação da diversidade da vida têm estado em voga, gerando discussões sobre qual a melhor forma de defini-la e acessá-la (Hebert *et al.* 2003; Hebert *et al.* 2004a; Moritz & Cícero 2004; Dayrat 2005; Will *et al.* 2005). Estas discussões são pertinentes, principalmente nos dias atuais, dada a elevada perda de biodiversidade (Hebert *et al.* 2004b), e as estimativas de 10 milhões de espécies a serem descobertas no mundo natural (Wilson 2004).

Nesse contexto, iniciativas tais como a do ‘DNA barcoding’ (Código de Barras da Vida) (Hebert *et al.* 2003) e da Taxonomia Integrativa (prática taxonômica por meio da utilização de caracteres diversos tratados em conjunto) (Dayrat 2005) têm sido propostas contemporaneamente, embora em essência correspondam a metodologias diferenciadas.

A Taxonomia Integrativa foi inicialmente proposta e definida por Dayrat (2005), como a ciência que busca delimitar as unidades de diversidade da vida (espécies) a partir de perspectivas múltiplas e complementares, ao passo que o ‘DNA barcoding’ busca a identificação e caracterização de todos ou, pelo menos da grande maioria das espécies animais, através unicamente de uma sequência gênica padrão (COI) (Hebert *et al.* 2003).

De acordo com a Taxonomia Integrativa os morfologistas estariam envolvidos inicialmente com a indicação de morfo-espécies e estas, por sua vez, estariam então disponíveis para testes com dados adicionais relacionados com os mais diversos campos dentro da biologia (molecular, comportamental, ecológica, etc.). A partir disso entende-se que todos os biólogos que produzam dados que ajudem na delimitação das fronteiras das espécies serão na realidade taxonomistas ou pelo menos ‘taxonomistas integrativos’ (Dayrat 2005). Dessa forma, essa ciência visa à obtenção de hipóteses de espécies melhores fundamentadas pelo fato de serem baseadas em dados provenientes de múltiplas fontes (Mengual *et al.* 2006).

O rigor científico foi sempre enfatizado no campo das pesquisas. Esta afirmação reflete a necessidade de uma definição e um delineamento críticos da espécie como uma unidade evolutiva. Não apenas objetivando a obtenção de inventários corretos que reflitam a biodiversidade, mas também porque tanto a biologia evolucionária quanto a ecologia, a biologia da conservação e inclusive a biogeografia são dependentes de um acurado conhecimento referente às unidades as quais estudam (espécies) (Dayrat 2005). A partir do

momento em que um estudo desenvolvido no campo das ciências biológicas é realizado com unidades taxonômicas delimitadas erroneamente, todos os seus resultados conseqüentemente serão errôneos, sem valor algum.

Dentro dessa temática, faz-se importante destacar ainda que, na prática, há casos especialmente difíceis, como é, por exemplo, o caso das espécies ‘crípticas’. Neste caso, a tendência é pensar em um primeiro momento na solução a partir de dados moleculares em lugar dos morfológicos. Contudo, é sabido também que os dados moleculares podem apresentar problemas, como por exemplo, o fato de que diferentes genes podem refletir histórias evolucionárias diferentes (DNAmt x DNA nuclear p. ex.) (Avice 2004), fazendo-se necessário o uso de mais de um marcador molecular na busca de resultados mais robustos. Will *et al.* (2005) já haviam chamado a atenção para isso: *“a descrição de um taxon com base em qualquer sistema único de caráter, seja especificamente morfológico, seja um único gene, será deficiente sem o uso de um contexto apropriado”*.

Essa questão tem sido uma das principais críticas ao projeto do código de barras da vida, que apresenta a visão de que uma sequência gênica única deve ser a fonte de identificação de todas as espécies (Moritz & Cícero 2004). A Taxonomia Integrativa, em contraposição, engloba a prática do DNA barcoding, enfatizando a importância de se integrar caracteres moleculares e morfológicos, entre outros. Partindo da idéia de que a diversidade biológica pode apenas ser acessada pelo uso também de diversidade de ferramentas e caracteres (Rubinoff 2006), essa última proposta de estudo coloca-se como a mais apropriada na busca de tal propósito, ou seja, a situação do parágrafo anterior poderia ser resolvida com o emprego integrado de dados morfológicos e moleculares buscando uma solução com base em “iluminação recíproca” dos resultados gerados com ambos os tipos de caracteres.

Um ponto que deve ainda ser levado em consideração é o fato de que obviamente nem sempre a prática integrativa, com o uso de todas as fontes existentes de dados, é possível (Mengual 2006; Rubinoff 2006). Nesse ponto Rubinoff (2006) destaca que o uso de pelo menos duas fontes de dados diferentes, em lugar de apenas uma, já são suficientes para realização de trabalhos mais bem suportados.

Dentro deste contexto, o objetivo principal desse trabalho foi fornecer subsídios para que futuras práticas deste tipo sejam desenvolvidas, com a utilização de dados moleculares, chamando a atenção para o fato de que qualquer tipo de caráter é fundamental e necessário para a distinção das espécies. Neste estudo, dados moleculares são utilizados para testar as

hipóteses de três espécies do gênero *Sepedonea* Steyskal 1973 (Diptera, Sciomyzidae), que foram propostas com base em dados de morfologia (Freidberg *et al.* 1991; Marinoni & Mathis 2006): *S. giovana* Marinoni & Mathis, 2006; *S. incipiens* Freidberg, Knutson & Abercrombie, 1991 e *S. trichotypa* Freidberg, Knutson & Abercrombie, 1991.

Material e Métodos

O gênero *Sepedonea* Steyskal constitui-se atualmente por 13 espécies com distribuição exclusivamente Neotropical. Suas espécies caracterizam-se por uma destacada similaridade morfológica na fase adulta, sendo distinguíveis principalmente através de caracteres de genitália (especialmente a masculina) (Freidberg *et al.* 1991; Marinoni & Mathis 2006).

Durante as viagens de coleta realizadas no estado do Paraná (Brasil) com o objetivo específico de aquisição de material pertencente à família Sciomyzidae, três espécies foram coletadas: *S. giovana*, *S. incipiens* e *S. trichotypa* para as quais foram obtidas seqüências parciais do gene mitocondrial Citocromo Oxidase Subunidade I (COI). E ainda para uma espécie correspondente ao seu grupo-irmão *Sepedomerus* Steyskal, 1973. Para a espécie *S. trichotypa*, mais de um indivíduo foi seqüenciado com o objetivo mais específico de se acessar dados de variabilidade intra-específica (Tabela 1).

Seqüências do genoma mitocondrial apresentam maiores taxas de evolução molecular em relação àquelas do genoma nuclear (Simon *et al.* 2004). Partindo desse pressuposto, é esperado que o número de sítios variáveis e conseqüentemente informativos em DNAm_t seja maior que o encontrado no DNA nuclear. Com isso, análises realizadas com base em DNA mitocondrial têm sido extensivamente utilizadas, mostrando-se particularmente informativas tanto a nível intra-específico quanto interespecífico (Caterino & Sperling 1999; Scheffer & Wiegmann 2000; Caterino *et al.* 2001; Stahls *et al.* 2004; Stahls 2006). Motivo este que levou à utilização de uma região inserida nesse genoma, inicialmente escolhida para este estudo. Contudo, é necessário salientar que o uso de moléculas mitocondriais em adição a dados de seqüência nuclear sempre que possível, faz-se importante como anteriormente comentado (Rubinoff 2006), principalmente em casos onde caracteres exclusivamente moleculares são analisados.

O fragmento analisado apresentou 472pb. O DNA genômico total foi extraído a partir de exemplares adultos de *Sepedonea*, através do Kit EZ-DNA (Biosystems, Brasil).

Inicialmente as amostras foram homogeneizadas em 98µl de tampão de digestão (Tris 50 mM – pH 8.0, EDTA 100 mM, SDS 0.5%) com 2µl de proteinase K e incubadas a 50°C por 3 horas. A extração do DNA foi então efetuada usando a parte inicial do protocolo do Kit EZ-DNA, ou seja, até a solubilização das moléculas de DNA (Boeger *et al.* 2005). Na sequência o fragmento foi amplificado utilizando o par de primers universais LCO-HCO (Tabela 2), com o seguinte protocolo de PCR: 2 min. a 95°/ 32 ciclos de 92° por 40 seg., 57° por 40 seg. e 70° por 40seg./70° por 5 min. em 25µl de reação com 2,5 unidades de Taq DNA Polimerase (invitrogen), 0,25X PCR buffer, 0,75 mM de MgCl₂, 0,01 mM de dNTPs, 50 pMoles de cada primer e 50 ng de “template”. Após o sequenciamento do fragmento, as sequências obtidas foram editadas com auxílio do programa ‘Staden’ e em seguida alinhadas no programa ‘BioEdit Sequence Alignment Editor’ duas a duas para observação dos sítios variáveis entre cada duas sequências pareadas. Inicialmente o alinhamento foi feito com auxílio do programa e subsequente o mesmo foi ajustado a olho.

As porcentagens de variação molecular intra e interespecíficas foram estabelecidas dentro da espécie *S. trichotypa* e entre todas as sequências obtidas e pareadas duas a duas, de acordo com a seguinte fórmula:

$$\text{Variação Molecular} = \frac{\text{Nº de sítios variáveis entre cada 2 sequências pareadas}}{\text{Nº total de nucleotídeos pareados}}$$

A partir dos resultados obtidos foi construído um fenograma para visualização gráfica da matriz de similaridade. O mesmo foi executado com o auxílio do programa NTSYS-pc (*Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System*), versão 1.50 (Rohlf 1989). No mesmo, a formação dos agrupamentos deu-se pelo método UPGMA (*Unweighted Pair Group Method Averages*).

Tabela 1. Espécies seqüenciadas e suas localidades de coleta.

Código de Laboratório	Espécie/Linhagem	Localidade de coleta
DNA 1	<i>Sepedonea giovana</i> Marinoni & Mathis	Parque Iguaçu/Curitiba
DNA 1.1	<i>Sepedonea trichotypa</i> Freidberg, Knutson & Abercrombie	Castro
DNA 2	<i>Sepedonea trichotypa</i> Freidberg, Knutson & Abercrombie	Castro
DNA 3	<i>Sepedonea incipiens</i> Freidberg, Knutson & Abercrombie	Parque Iguaçu/Curitiba
DNA 4	<i>Sepedomerus sp.</i> Steyskal 1973	Castro

Tabela 2. Primers usados no presente estudo.

Primer	Seqüência	Gene	Tipo do primer
LCO	5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3'	COI	Universal
HCO	5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAATCA-3'	COI	Universal

Resultados e Discussão

A partir da análise de sítios variáveis entre as seqüências obtidas, foi possível detectar uma menor variação molecular entre exemplares identificados morfológicamente como pertencentes à mesma espécie em contraposição ao valor observado para exemplares de espécies diferentes. Assim como Dayrat (2005) destacou, o estudo da variação intra e interespecífica é o ponto focal de todas as disciplinas envolvidas com a taxonomia integrativa, permanecendo sempre como o centro dessa ciência.

Com essa observação foi possível concluir que os dados moleculares suportam as hipóteses de espécie (morfo-espécies) propostas para o gênero *Sepedonea* (Freidberg *et al.* 1991; Marinoni & Mathis 2006).

O valor de variação molecular intra-específica obtido para os fragmentos correspondentes à espécie *Sepedonea trichotypa* pode ser observado na Tabela 3, juntamente com os valores de divergência obtidos entre todas as espécies seqüenciadas, inclusive a correspondente ao gênero *Sepedomerus*.

Todas as espécies foram diferenciadas pelos seus fragmentos de COI, ou seja, nenhuma seqüência foi compartilhada por mais de um exemplar, inclusive quando se tratando de indivíduos correspondentes à mesma espécie.

A variação molecular definida dentro do nível específico foi de 0,21%. Valor este que é, pelo menos, 11 vezes menor que a porcentagem estabelecida entre espécies (2,33% – 4,23%). Quando a comparação é feita em relação à seqüência da espécie contida no outro gênero, esses valores excedem os 11% de divergência entre os fragmentos (Tabela 3). Os resultados obtidos foram, como esperado, muito maiores entre espécies que dentro da espécie, o que ilustra a aplicabilidade do gene mitocondrial COI em capturar as discontinuidades biológicas reconhecidas pelos taxonomistas como espécies distintas no gênero enfocado (Freidberg *et al.* 1991; Hebert *et al.* 2004a; Marinoni & Mathis 2006).

Suporte empírico ao sucesso relativo do uso dessa região do genoma mitocondrial na identificação de espécies, tem sido demonstrado a partir de estudos envolvendo desde invertebrados (Hebert *et al.* 2003; Hebert *et al.* 2004b; Barrett & Hebert 2005) até peixes (Ward *et al.* 2005) e pássaros (Hebert *et al.* 2004a). Nesses casos, seqüências pertencentes a representantes de uma mesma espécie também se mostraram muito mais similares umas com as outras que aquelas encontradas em diferentes espécies.

Hebert *et al.* (2003) demonstraram esse fato em cinco famílias pertencentes à Lepidoptera. Em seu estudo com base em seqüências do gene *tal*, foi encontrada divergência entre indivíduos ‘coespecíficos’ com uma média de 0,25% entre as famílias pesquisadas. Em contraste, a divergência média de seqüências entre espécies foi em torno de 6,8% para táxons ‘cogenéricos’. Quando analisados táxons mais distantemente relacionados, os valores foram ainda maiores. Representantes da família Geometridae, por exemplo, apresentaram valores de distância genética intra-específica em torno de 0,23% e distância interespecífica, por sua vez, de 9,1%. Quanto à família Noctuidae o valor intra-específico ficou em torno de 0,17% enquanto que a variação entre espécies mostrou-se em torno de 5,8%.

Quando se analisou grupos de pássaros, esse padrão de variação se repetiu (Hebert *et al.* 2004a). A distância intra-específica foi bastante baixa novamente, apresentando média de 0,27% ao passo que a média interespecífica ficou em torno de 7,93%, embora tenha variado entre os diferentes grupos investigados de 4% a 12% principalmente. Essa mesma situação também foi definida em um estudo envolvendo peixes, onde a média encontrada dentro do nível específico ficou em torno de 0,39%, entre diferentes espécies 9,93% e entre gêneros de uma mesma família 15,46% (Ward *et al.* 2005).

Seguindo o padrão definido nesses trabalhos, os valores das diferenças de seqüências interespecíficas de *Sepedonea*, quando comparados ao valor obtido intra - especificamente em *S. trichotypa*, confirmam a delimitação inicial feita com base em morfologia, além de demonstrar a eficácia de COI na identificação de espécies desse gênero.

Tabela 3. Variação molecular **intra-específica** e interespecífica.

	DNA 1	DNA 1.1	DNA 2	DNA 3	DNA 4
DNA 1	0,00				
DNA 1.1	4,23%	0,00			
DNA 2	4,02%	0,21%	0,00		
DNA 3	2,33%	3,81%	3,60%	0,00	
DNA 4	12,20%	11,22%	12,07%	11,60%	0,00

Os valores interespecíficos encontrados, embora em geral tenham se mostrado um pouco abaixo dos valores citados acima em estudos envolvendo organismos diversos, correspondem ao esperado dada a similaridade morfológica existente entre os táxons de *Sepedonea* na fase adulta (Hebert *et al.* 2004b). Essa diferença estabelecida entre os diferentes gêneros pode estar refletindo a idade de divergência de suas espécies, ainda que dentro de alguns gêneros algumas espécies sejam mais antigas do que outras (Ward *et al.* 2005). No caso do presente estudo é possível que *Sepedonea* seja um grupo mais recente que os tratados naqueles trabalhos, apresentando uma taxa de diferença interespecífica menor, que a existente entre as espécies daqueles gêneros que seriam mais antigos.

Os resultados aqui encontrados também correspondem ao “threshold” proposto como ponto de partida para se acessar com maior confiabilidade espécies diversas geneticamente, de acordo com os valores tipicamente encontrados entre ‘cogenéricos’ reconhecidos através de morfologia (Hebert *et al.* 2004a; Hebert *et al.* 2004b). Esse “threshold” de divergência padrão

para separação das espécies foi proposto como sendo um valor pelo menos 10 vezes maior que a média da variação intra-específica nos grupos estudados (Hebert *et al.* 2004a). Essa proporção quando aplicada aos indivíduos de *Sepedonea* reconheceu as três espécies estudadas (*S. giovana*, *S. incipiens* e *S. trichotypa*) com valores de divergência entre elas variando desde 11 vezes a cerca de 20 vezes a variação intra-específica obtida (Tabela 3).

Apesar de o presente estudo revelar a utilidade dos dados moleculares na identificação das unidades taxonômicas analisadas, faz-se importante enfatizar a igual importância dos dados morfológicos. Tais dados foram necessários inicialmente para que os exemplares pudessem ser associados a suas hipóteses iniciais de espécies (morfo-espécies), que posteriormente foram testadas por outra fonte de dado, permitindo a prática taxonômica integrativa. A importância da morfologia, assim como de outros caracteres tal como a história natural dos organismos no reconhecimento e descrição das unidades específicas, tem sido igualmente destacada por trabalhos que enfocam a identificação de espécies por intermédio principalmente de dados moleculares (Hebert *et al.* 2004b; Ward *et al.* 2005; Mengual *et al.* 2006).

Hebert *et al.* (2004b) realizaram um estudo combinado envolvendo dados de observação da história natural juntamente com morfologia e ‘DNA barcoding’ para demonstrar que a espécie *Astraptes fulgerator* (Walch, 1775) (Lepidoptera, Hesperiiidae) é na realidade um complexo de pelo menos 10 espécies. Embora ao longo de todo trabalho, inclusive no título, seja ressaltada a importância da realização do ‘DNA barcoding’ quase que exclusivamente, durante a discussão os próprios autores chamam a atenção para o fato de que enquanto o estudo revelava a força dos dados moleculares na resolução de situações taxonômicas complexas, ele também indicava a necessidade dos caracteres morfológicos suplementares e do conhecimento da história natural do inseto, sem os quais não seria possível a identificação do complexo biológico. Segundo palavras dos próprios autores: “*Our results ... also illustrate the value of DNA barcoding, especially when coupled with traditional taxonomic tools...*” (Hebert *et al.* 2004b: 14812).

Ward *et al.* (2005) da mesma forma, em seu estudo de identificação de espécies de peixes australianos por intermédio de ‘DNA barcoding’ ressaltam que o estudo molecular e as análises morfológicas devem caminhar lado a lado. Isso porque, foram encontradas duas espécies, a princípio diferentes, que apresentaram seqüências idênticas de COI, sugerindo a possibilidade de que fossem somente uma unidade. De fato, quando a identificação das

amostras foi verificada, detectou-se que consistiam da mesma espécie, atestando a importância de análises morfológicas cuidadosas por parte dos especialistas, antes de qualquer conclusão final.

Outro fator que deve ser destacado é a amplitude geográfica da amostra trabalhada. Faz-se importante, sempre que possível, que em estudos principalmente de base molecular seja compreendida a totalidade da distribuição dos organismos analisados na tentativa de minimizar a probabilidade de erros por falta de acesso a populações que possam estar isoladas há um tempo considerável, permitindo a sua diferenciação em relação às demais populações da espécie.

De acordo com os resultados obtidos (Tabela 3), a espécie *S. incipiens* (DNA 3) mostrou-se com menor distância molecular em relação à espécie *S. giovana* (DNA 1) que em relação à sua espécie-irmã segundo a hipótese filogenética morfológica existente para o gênero, *S. trichotypa* (DNAs 1.1 e 2) (Marinoni & Mathis 2006) (Fig. 1). Esta situação pode estar sendo explicada pelo fato de os exemplares correspondentes às espécies *S. incipiens* e *S. giovana* serem provenientes da mesma localidade geográfica (Tabela 1), sendo que os exemplares de *S. trichotypa* provêm de populações mais distantes geograficamente. Nesse sentido é importante que futuramente seqüências de *S. trichotypa* provenientes da localidade do Parque Iguaçu/Curitiba e vice-versa sejam obtidas, para que uma definição mais concreta possa ser assumida com relação à quais espécies estão realmente menos distantes geneticamente.

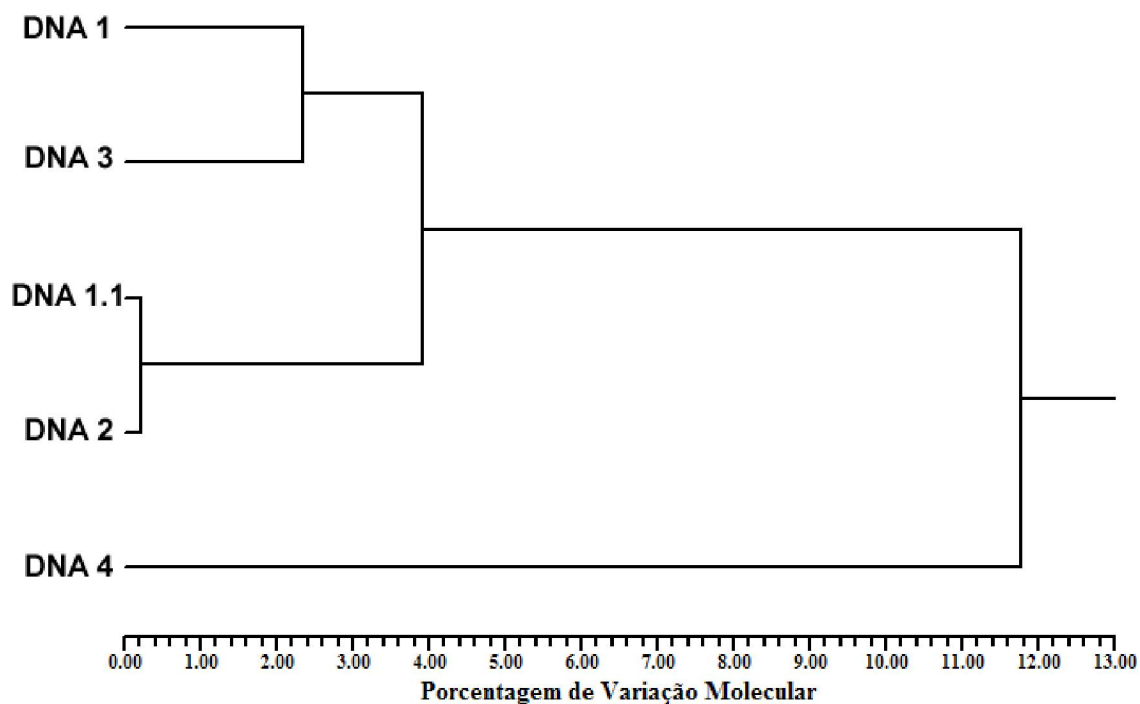


Figura 1: Fenograma de similaridade entre os indivíduos seqüenciados.

Considerações finais

O objetivo desse trabalho foi fornecer subsídios para que futuras práticas em taxonomia integrativa sejam desenvolvidas, inclusive em outras espécies do gênero aqui estudado o qual se mostrou informativo com a utilização de dados moleculares, chamando a atenção para o fato de que todo caráter é fundamental e necessário desde que se mostre com valor na distinção dos indivíduos. Sempre que possível, a integração de fontes diversas faz-se necessária na corrida pela identificação e descrição das unidades da vida. Pelo termo ‘fontes diversas’ entende-se qualquer tipo de dado, seja ele morfológico, molecular, comportamental, ecológico, de biologia entre outros. Assim, as unidades de diversidade da vida, ponto central de qualquer estudo biológico, poderão existir sob bases mais seguras, possibilitando conseqüentemente a realização de pesquisas melhores suportadas que gerem conhecimentos mais acurados sobre a biodiversidade do nosso planeta.

Referências Bibliográficas

- Avise, J.C. (2004) *Molecular markers, natural history and evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Barret, R. & Hebert, P.D.N. (2005) Identifying spiders through DNA barcodes. *Canadian Journal of Zoology*, 83, 481–491.
- Boeger, W.A., Pie, M.R., Ostrensky, A. & Patella, L. (2005) Lethargic crab disease: multidisciplinary evidence supports a mycotic etiology. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 100, 161–167.
- Caterino, M.S. & Sperling, F.A.H. (1999) *Papilio* phylogeny based on mitochondrial cytochrome oxidase I and II genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 11, 122–137.
- Caterino, M.S., Reed, R., Kuo, M. & Sperling, F.A.H. (2001) A partitioned likelihood analysis of swallowtail butterfly phylogeny. *Systematic Biology*, 50, 106–127.
- Dayrat, B. (2005) Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85, 407–415.
- Freidberg, A., Knutson L. & Abercrombie, J. (1991) A revision of *Sepedonea*, a Neotropical genus of Snail-killing flies (Diptera: Sciomyzidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 506, 1–48.
- Hebert, P.D.N., Cywinska, A., Ball, S.L. & Waard, J.R. (2003) Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of The Royal Society of London B*, 270, 313–321.
- Hebert, P.D.N., Stoeckle, M.Y., Zemplak, T.S. & Francis, C.M. (2004a) Identification of birds through DNA barcodes. *PLoS Biology*, 2, 1657–1663. (doi: 10.1371/journal.pbio.0020312)
- Hebert, P.D.N., Penton, E.H., Burns, J.M., Janzen, D.H. & Hallwachs, W. (2004b) Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astrartes fulgerator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 14812–14817. (doi: 10.1073/pnas.0406166101)
- Marinoni, L. & Mathis, W.N. (2006) A cladistic analysis of the Neotropical genus *Sepedonea* Steyskal (Diptera: Sciomyzidae). *Zootaxa*, 1236, 37–52.

- Mengual, X.; Ståhls, G.; Vujčić, A. & Marcos-García, M.A. (2006) Integrative taxonomy of Iberian *Merodon* species (Diptera: Syrphidae). *Zootaxa*, 1377, 1–26.
- Moritz, C. & Cicero, C. (2004) DNA barcoding: Promise & Pitfalls. *PLoS Biology*, 2, 1529–1531. (doi: 10.1371/journal.pbio.0020354)
- Rohlf, F.J. (1989) NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Exeter Publ. Ltd, New York, 187pp.
- Rubinoff, D. (2006) Utility of mitochondrial DNA barcodes in species conservation. *Conservation Biology*, 20, 1026–1033.
- Scheffer, S.J. & Wiegmann, B. M. (2000) Molecular Phylogenetics of the Holly Leafminers (Diptera: Agromyzidae: Phytomyza): Species Limits, Speciation, and Dietary Specialization. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17, 244–255.
- Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu, H. & Flook, P. (1994) Evolution, weighting and phylogenetic utility of mitochondrial gene-sequences and a compilation of conserved polymerase chain-reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America*, 87, 651–701.
- Ståhls, G., Vujčić, A., Stuke, J.-H., Doczkal, D. & Muona, J. (2004) Phylogeny of the genus *Cheilosia* and the tribe Rhingiini (Diptera, Syrphidae) based on molecular and morphological characters. *Cladistics*, 4, 1–17.
- Ståhls, G. (2006) Placement of *Cacoceria* and phylogenetic relationships of the xylofine genera of the tribe Milesiini (Diptera, Syrphidae: Eristalinae) based on molecular characters. *Zootaxa*, 1171, 17–29.
- Steyskal, G.C. (1973) A new classification of the *Sepedon* Group of the family Sciomyzidae (Diptera) with two new genera. *Entomological News*, 84, 143–146.
- Ward, R.D., Zemlak, S.T., Innes, B.H., Last, P.R. & Hebert, P.D.N. (2005) DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 360, 1847–1857. (doi: 10.1098/rstb.2005.1716)
- Will, K.W., Mishler, B.D., & Wheeler, Q.D. (2005) The perils of DNA barcoding and the need for Integrative Taxonomy. *Systematic Biology*, 54, 844–851.
- Wilson, E.O. (2004) Taxonomy as a fundamental discipline. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 359, 739.